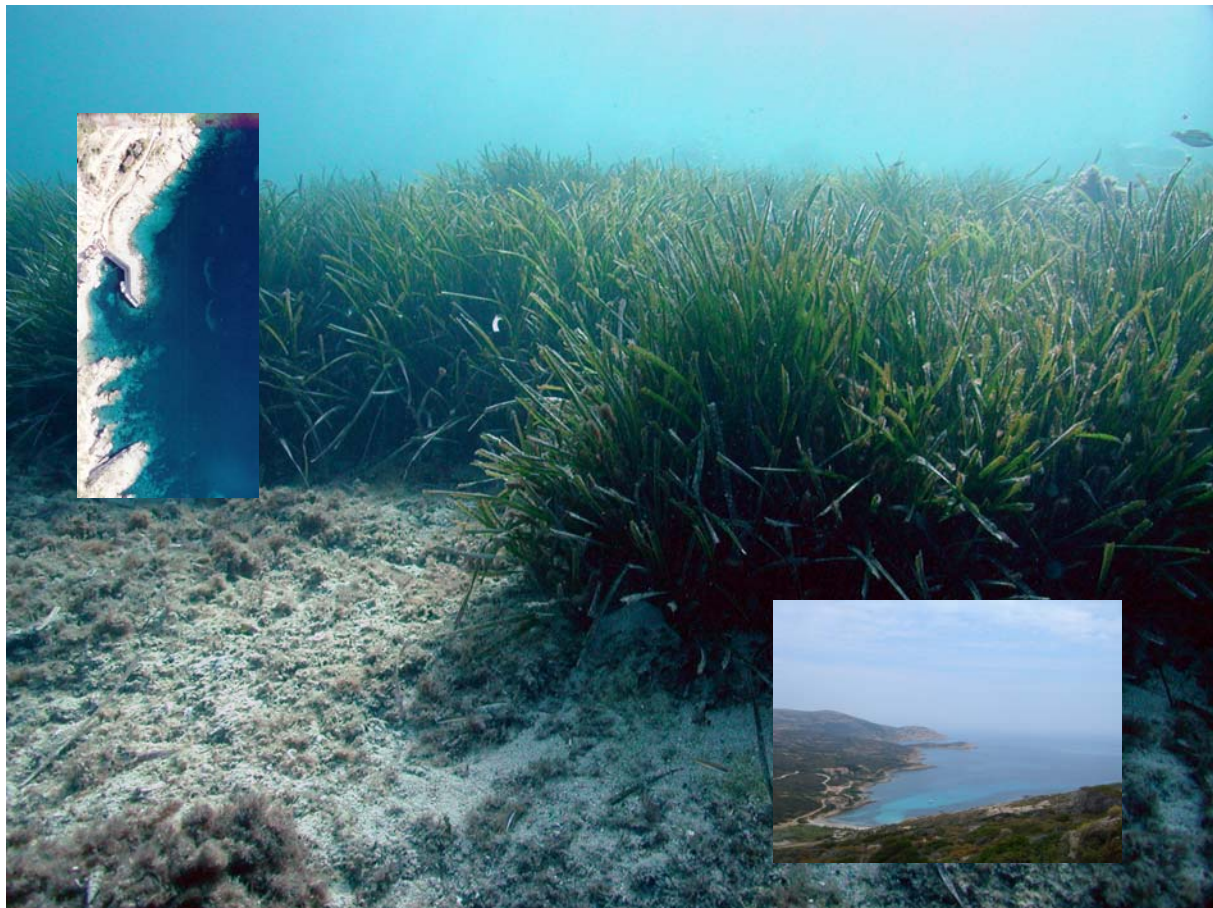
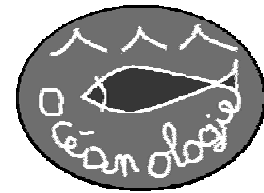


**Utilisation de l'exergie pour mesurer et détecter les perturbations affectant le compartiment sédimentaire des herbiers à *Posidonia oceanica* (L.) Delile :
Etude préliminaire**



Mémoire réalisé par Dorothée Pête, aspirant FNRS, en vue de l'obtention du grade de Diplômé d'Etudes Approfondies en Océanographie, orientation Océanologie.

Année académique 2006-2007



**Utilisation de l'exergie pour mesurer et détecter les perturbations affectant le compartiment sédimentaire des herbiers à *Posidonia oceanica* (L.) Delile :
Etude préliminaire**

Mémoire réalisé par Dorothée Pête, aspirant FNRS, en vue de l'obtention du grade de Diplômé d'Etudes Approfondies en Océanographie, orientation Océanologie.

Année académique 2006-2007

Remerciements

Au terme de ce mémoire, je tiens tout particulièrement à remercier :

Madame Chef (Sylvie Gobert), ma promotrice pour la deuxième fois déjà. Je la remercie pour ses compétences, sa patience même quand je suis "un peu" à la bourre, ses encouragements, les discussions sérieuses et celles un peu moins, ses super carottes même à l'Alga (!), les tentatives de carottes sans "scroucheur" à l'Alga (!), la perte du carotteur à l'Alga (!), les fous rires, et tout un tas de choses (beaucoup de bêtises) que je n'énumérerai pas ici.

Le Professeur Jean-Marie Bouqueneau, pour m'avoir acceptée dans son laboratoire et encouragée à tenter d'obtenir cette bourse, à laquelle je ne croyais pas.

Le Professeur Branko Velimirov, pour m'avoir permis de travailler, à deux reprises, dans son laboratoire, à Vienne. Je le remercie pour son enthousiasme face à chaque début de résultat, sa capacité à avoir toujours une idée pour chaque problème et une explication pour chaque phénomène, sa bonne humeur et ses visites coups de vent de la ville de Vienne !

Pierre Lejeune, Sylvain, Alex, Momo, Richard, Niluh, Coco, Doudou, Mag, Stephen, Antho, Julien ainsi que tous les gens croisés à la STARESO, pour la mise à disposition des infrastructures et les bons moments passés ensemble.

Les membres du laboratoires d'Océanologie et du LSD avec : Renzo, pour son super carotteur et ses petits bricolages très pratiques, Gilles, pour ses conseils et sa bonne humeur, Marco (Nicooolaaas !), mon super office mate qui prend bien soin de moi (!), l'homme qui retrouve un carotteur perdu plus vite que son ombre, Virgi, la fille qui retrouve un scroucheur perdu plus vite que son ombre, pour Michel Delpech, les années 80, Marcia Baila et tout le tralala, l'équipe du moultes met' (Oli, Joseph et Loïc) et de la digestive walk (les mêmes plus Dorian, Tiffany, Chou !) pour les moments festifs mais aussi les discussions plus sérieuses, mon petit Simon pour les bons moments passés, entre autres, dans les avions (!), Benoît, qui n'a jamais de chance avec ses mémoires, Le

flamoutch, pour ses petites expressions bien à lui, Christelle (celle qui est un modèle de prévoyance et d'organisation), pour son mémoire de licence ;), et pas que pour ça d'ailleurs, Fabienne, Krishna, Patrick, pour la bonne ambiance générale qu'ils font régner au laboratoire et enfin les étudiants de passage, Elodie, Julien, Sophie.

Mes autres amis ne faisant pas partie des laboratoires précités (BOOOUUUUHHH !) que je ne citerai pas, de peur d'en oublier.

Mes parents, pour leur soutien indéfectibles, même s'ils ne comprennent rien à ce que je fais.

Et enfin, évidemment, les bactéries car comme tout le monde le sait : "Le jambon, c'est bon, le Hainaut, c'est beau, et les bactéries...C'est la vie !!!"

Ce travail a été financé par une bourse d'Aspirant, octroyée par le Fond National de la Recherche Scientifique.

Table des matières

1. Avant-propos	- 1 -
2. Introduction	- 3 -
2.1. Théorie thermodynamique des écosystèmes, exergie et exergie spécifique	- 3 -
2.2. Les herbier à <i>P. oceanica</i>	- 7 -
2.2.1. Caractéristiques générales	- 7 -
2.2.2. Rôles des herbiers à <i>P. oceanica</i>	- 8 -
2.2.3. Le compartiment sédimentaire	- 9 -
3. Objectifs	- 13 -
4. Matériel et méthodes	- 14 -
4.1. Sites d'étude et périodes de prélèvements	- 14 -
4.2. Techniques de prélèvements	- 14 -
4.3. Conditionnement des échantillons	- 15 -
4.3.1. Matière organique, microphytobenthos	- 16 -
4.3.2. Paramètres bactériens	- 16 -
4.3.3. Méiofaune	- 16 -
4.4. Analyse des échantillons	- 17 -
4.4.1. Matière organique	- 17 -
4.4.2. Paramètres bactériens	- 17 -
4.4.3. Microphytobenthos	- 18 -
4.5. Traitement statistique	- 19 -
5. Résultats	- 20 -
5.1. Matière organique	- 20 -
5.2. Bactéries	- 21 -
5.3. Chlorophylle a et phaeopigments	- 25 -
5.4. Microphytobenthos	- 26 -
5.5. Corrélations	- 27 -
6. Discussion	- 31 -
6.1. Distribution des différentes variables en fonction de la profondeur de sédiment	- 31 -
6.2. Variations entre sites et entre saisons	- 33 -
6.2.1. Concentration en matière organique	- 33 -
6.2.2. Abondance et biomasse bactériennes	- 34 -
6.2.3. Concentration en pigments	- 36 -

6.3. Effets des variations spatiales et saisonnières des différents paramètres sur le calcul de l'exergie.....	- 37 -
7. Conclusions	- 40 -

1. Avant-propos

Le milieu marin est actuellement soumis à de nombreuses perturbations, essentiellement d'origines anthropiques (Duarte, 2002). Pour tenter de comprendre et de résoudre ce problème, l'Union Européenne a mis en place la Directive Cadre Eau, qui préconise la mise en place d'une gestion durable des écosystèmes aquatiques (WFD 2000/60/EC).

Dans ce cadre, la recherche d'outils permettant de caractériser l'état et l'évolution de ces écosystèmes de manière holistique semble de première importance. Parmi ces outils, une méthode basée sur la théorie thermodynamique des écosystèmes de Jørgensen & Meyer (1979) commence à avoir un certain succès. Cette théorie tient compte de la capacité des écosystèmes à réagir face à des modifications radicales de l'environnement, à évoluer et à se réorganiser, en fonction des conditions environnementales. Elle fournit également deux indices, l'indice d'exergie (Ex) et l'exergie spécifique (Ex_{sp}), calculés à partir de la biomasse et d'un facteur de pondération. Ils sont souvent appelés orienteurs car ils expriment l'"orientation" des écosystèmes, *i.e.* leur état plus ou moins proche de l'équilibre thermodynamique. Ils ont d'ailleurs déjà été utilisés efficacement pour décrire l'état d'écosystèmes aquatiques et permettent de détecter les variations dues à l'eutrophisation (Marques *et al.*, 2003; Jørgensen & Fath, 2004; Jørgensen & Svirezhev, 2004; Jørgensen *et al.*, 2005b).

Dans contexte, il a été proposé de tester l'efficacité et l'utilité des ces orienteurs au niveau des herbiers à *Posidonia oceanica*, Magnoliophyte marine constituant une des communautés dominante et climacique du littoral méditerranéen (Boudouresque *et al.*, 2006). De plus, la sensibilité de cette plante aux perturbations environnementales est bien connue, ce qui en fait un sujet de choix pour ce type d'étude. Cependant, si cette Magnoliophyte, ainsi que la faune et la flore associées à sa canopée, sont utilisées comme indicateur de perturbations, peu d'études de ce genre se sont intéressées au compartiment sédimentaire (Pergent-Martini *et al.*, 2005; Boudouresque, *et al.*, 2006; Romero *et al.*, 2007). Pourtant, il est moins sensible aux variations journalières et saisonnières que la strate foliaire et les perturbations anthropiques s'y font sentir de manière plus rapide (Cancemi *et al.*, 2000; Balestri *et al.*, 2004). Dès lors, il semble intéressant de se consacrer à la boucle microbenthique (matière organique, microphytobenthos, bactéries, meiofaune) de ces écosystèmes pour caractériser l'utilisation des orienteurs thermodynamiques face aux modifications environnementales.

Dans ce travail, seront présentés les premiers résultats obtenus après mise au point des protocoles nécessaires à la détermination des biomasses des diverses parties de la boucle microbenthique.

2. Introduction

2.1. Théorie thermodynamique des écosystèmes, exergie et exergie spécifique

D'un point de vue thermodynamique, les écosystèmes sont des systèmes ouverts qui reçoivent de l'énergie de leur environnement (apports de matières, emprisonnement d'énergie sous forme de composés biochimiques par les processus biologiques) et en perdent (exportations de matières vers d'autres écosystèmes, maintenance des processus biologiques, développement des réseaux trophiques). Ainsi, un écosystème n'est viable qu'en relation avec d'autres. De plus, tous les processus se déroulant au sein d'écosystèmes sont irréversibles et se traduisent, comme signalé plus haut, par une perte d'énergie sous forme de chaleur (maintenance). Cette constatation est en accord avec la seconde loi de la thermodynamique et le principe d'entropie (Jørgensen & Mejer, 1979; Jørgensen & Fath, 2004; Jørgensen & Svirezhev, 2004). Qui parle d'entropie et de thermodynamique se doit de définir l'état d'équilibre thermodynamique. Cependant, il existe deux types d'équilibre en thermodynamique : l'équilibre dynamique (*steady state*), maintenu par un transfert non nul d'énergie et/ou de matière au travers des frontières du système, et le véritable équilibre thermodynamique. Celui-ci représente l'état d'un système qui ne se modifie plus, qui n'échange aucune énergie ou matière avec son environnement (Jørgensen & Svirezhev, 2004). Cette dernière définition est celle qu'il faut retenir dans le cadre de la théorie thermodynamique des écosystèmes.

En effet, pour un écosystème, l'équilibre thermodynamique correspond à une soupe inorganique, pour laquelle l'énergie libre est nulle, tous les composants sont à l'état d'oxydation maximal, toute l'énergie chimique disponible a été utilisée et tous les gradients ont été éliminés (Jørgensen & Fath, 2004; Jørgensen & Svirezhev, 2004; Jørgensen & Nielsen, 2007). Evidemment, ce phénomène ne se produit jamais dans les conditions naturelles. Au contraire, les processus biologiques utilisent l'énergie qu'ils reçoivent pour s'éloigner de cet équilibre thermodynamique et maintenir un état de faible entropie par rapport à leur environnement. En fait, un écosystème est une structure dissipative qui tend à s'éloigner de l'équilibre thermodynamique au cours de son développement, de sa

complexification (De Wit, 2005). C'est cette distance qui est mesurée par l'indice d'exergie ou éco-exergie (Ex).

D'un point de vue théorique, cette exergie est définie comme (Jørgensen *et al.*, 1995): "La quantité de travail qu'un système doit réaliser pour être amené à l'équilibre avec son environnement " (Fig. 1). En fait, il s'agit d'une mesure de la complexité, de l'état de développement d'un écosystème. Ainsi, sa valeur augmente lorsque l'écosystème se rapproche du stade climax (Jørgensen, *et al.*, 1995; Jørgensen & Svirezhev, 2004; Jørgensen *et al.*, 2005a; Jørgensen & Fath, 2006).

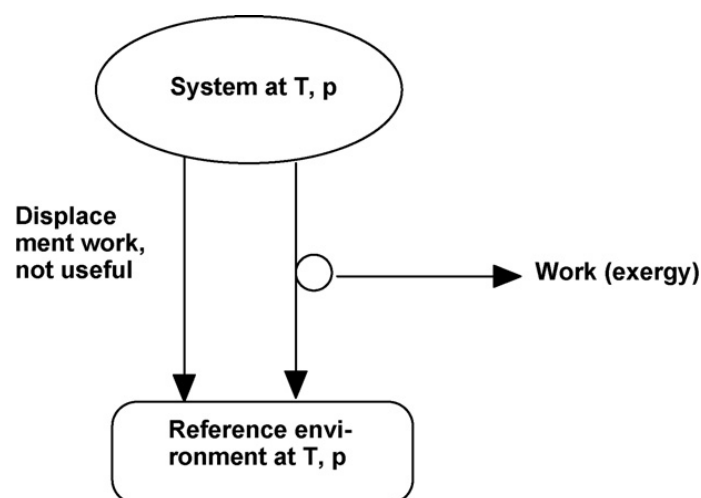


Fig. 1 : Schéma exprimant la définition théorique de l'exergie. Il exprime la quantité d'exergie contenue dans un système relativement à un environnement de référence, correspondant au même système, à la même pression et même température mais en tant que soupe inorganique, sans vie, sans structure biologique, information et molécules organiques (Jørgensen, 2007).

Cet indice d'exergie s'exprime en kilojoule par unité de surface ou de volume et est calculé par la formule suivante :

$$Ex = \sum_i^n \beta_i \cdot C_i .$$

Dans cette formule, C_i représente la biomasse de chacun des i groupes d'organismes présents dans de l'écosystème ou la portion d'écosystème étudiée, et β_i est un facteur de pondération, qui attribue un certain poids, en terme de "qualité de biomasse", à chacun de ces i groupes (Jørgensen, *et al.*, 1995).

Ce facteur β correspond en fait à une estimation de la quantité d'information contenue dans la biomasse et correspond à une mesure de l'ordre, de la complexité, existant au sein de celle-ci. Il est calculé sur base génétique. Pour rappel, l'ADN nucléaire (2C) correspond à un certain

nombre de paires de bases (bp) tels que 1 pg d'ADN = 985 Mbp. $C = 2C/2$ donne le nombre de nucléotides dans un brin d'ADN, au sein duquel certaines séquences sont répétées. Pour le calcul du facteur β , ce n'est pas directement le nombre de gènes qui intervient dans la formule mais la séquence d'acides aminés. Celle-ci comprend moins d'informations que celle des gènes, puisqu'il n'existe que 20 codes sélectionnant l'acide aminé dans la séquence nucléotidique. Cependant, cette information est suffisante, étant donné qu'on ne connaît pas en détail la fonction des différents gènes, ni la partie qui code réellement pour des protéines (Jørgensen, *et al.*, 2005b; Austoni *et al.*, 2007). Ainsi, le calcul de β est donné par :

$$\beta = 1 + \frac{\ln 20^{[C \cdot (1 - Nb. gènes répétées) / 3]}}{7,43 \times 10^5}$$

Dans cette formule, "le 20 représente les 20 acides aminés existant, C, le nombre de nucléotides d'un brin d'ADN, et le nombre au dénominateur est utilisé pour normaliser les valeurs en terme de détrit. Ces derniers sont considérés comme ne contenant aucune information génétique, mais uniquement l'énergie libre de la matière organique. Les valeurs obtenues pour le facteur β sont données par le tableau 1 (Jørgensen, *et al.*, 2005b).

Tableau 1 : Liste des facteurs β calculés sur base de la formule présentée plus haut, dans l'état actuel des connaissances (Jørgensen, *et al.*, 2005b)

Organism	Conversion factor (β)		
Virus	1.01	Gnathostom	143
Minimal cell	5.8	Gastrotric, MetII	116
Bacteria	8.5	Ctenophora	167
Algae	20	Entoprocta	165
Archaea	13.8	Nematoda (Worms)	133
Protists	21	Nematina	76
Diatoms	66	Mollusc	310
Yeast	17.4	Gastropods	312
Fungi	61	Bivalve	297
Protozoa, Amoebe	31-46	Annelida (f.i. leeches)	133
Prolifera	97	Brachiopods	109
Angiosperm	147	Sea squirt	191
Rhodophyta	92	Crustacean	232
Bryophyta	173	Coleoptera (Beetles)	156
Pteridophyta	146	Diptera (Flies)	184
Psilophyta	170	Hemiptera	159
Pinus mono	314	Hymenoptera	267
Mustard weed	147	Lepidoptera	221
Rice	275	Phasmida	43
Eudicot	268	Mosquito	322
Monocot	393	Chordata	246
Placozoa	35	Fish	499
Cnidaria	91		
Platyhelminthes	120		
Mesozoa	30		
Kinorhynch	165		
Gastrotric, MetI	76		
Rotifera	163		

Ce facteur β donne déjà lui-même des indications sur l'état de santé et de développement d'un écosystème, lorsque les types organisme qui s'y trouvent sont connus (Austoni, *et al.*, 2007). En effet, les espèces ou groupes opportunistes, ubiquistes, développant une stratégie de type r, présentent un facteur β plus faible que les espèces ou groupes spécialistes, colonisant l'écosystème au stade climax. Ainsi, en connaissant les valeurs des facteurs β des organismes constituant un écosystème, on sait prédire son état de développement.

Un deuxième indice peut être calculé sur base de l'exergie et lui est complémentaire. Il s'agit de l'exergie spécifique (Ex_{sp}), qui correspond au rapport de l'exergie et de la biomasse :

$$Ex_{sp} = \frac{Ex}{\sum_i^n C_i}$$

Cet indice tient compte de la manière dont un écosystème utilise les ressources disponibles, indépendamment de leur quantité. Il s'agit d'une mesure de l'expression de la présence d'organismes plus développés, de la complexité d'un écosystème (Marques, *et al.*, 2003; Vassallo *et al.*, 2005).

L'exergie et l'exergie spécifique fournissent donc des informations importantes et complémentaires sur les écosystèmes. De plus, ils sont souvent désignés par le terme "orienteurs" car ils expriment l'"orientation" des écosystèmes, *i.e.* leur état plus ou moins proche de l'équilibre thermodynamique (Jørgensen, *et al.*, 1995; Jørgensen, 2000, 2006; Vassallo *et al.*, 2006).

De plus, l'intérêt de ces orienteurs par rapport aux indices écologiques habituellement utilisés (Jørgensen, *et al.*, 2005a) est qu'ils tiennent compte des modifications de la composition en espèces de l'écosystème (en terme de qualité) et pas uniquement du nombre d'organismes (quantité). Ainsi, ils ont déjà été utilisés efficacement pour décrire l'état d'écosystèmes aquatiques et permettent de détecter les variations dues des perturbations anthropiques, optique dans laquelle ils sont utilisés dans cette étude (Marques *et al.*, 1997; Jørgensen *et al.*, 1998; Marques, *et al.*, 2003; Vassallo, *et al.*, 2006; Jørgensen & Nielsen, 2007).

2.2. Les herbier à *P. oceanica*

2.2.1. Caractéristiques générales

Les herbiers à *P. oceanica* représentent un des écosystèmes dominant et climacique de la zone côtière méditerranéenne, où ils occupent une surface comprise entre 25000 et 50000 km², soit 1 à 2% des fonds. Cependant, ils disparaissent à proximité de l'embouchure des grands fleuves (Pasqualini *et al.*, 1998; Gobert *et al.*, 2005). Ces herbiers sont de grandes prairies sous-marines constituées à partir de la Magnoliophyte *P. oceanica*. Ils peuvent se développer aussi bien sur des substrats sableux que vaseux et, plus rarement, sur substrat dur. Ils s'étendent de la surface jusqu'à 30-40 m de profondeur, en fonction de la transparence de l'eau (Den Hartog, 1970).

La posidonie supporte assez bien les écarts thermiques, mais est très sensible aux variations de salinité (Fernández-Torquemada & Sánchez-Lizaso, 2005). Il s'agit d'une plante caduque qui perd ses feuilles de juin à novembre, à une profondeur de 10 m, le cycle étant légèrement décalé dans le temps aux profondeurs plus importantes (Bay, 1984; Romero, 1989; Pergent & Pergent-Martini, 1991).

Ces herbiers de posidonies peuvent être subdivisés en trois compartiments distincts (Boudouresque & Meneisz, 1982; Cinelli *et al.*, 1995; Gobert *et al.*, 2003; Boudouresque, *et al.*, 2006): la canopée, constituée des feuilles et des organismes qui y vivent, les rhizomes, tiges rampantes munies de racines, ou dressées, généralement partiellement enfouies dans le sédiment, et enfin, la matre, comprenant le sédiment, les racines, les rhizomes et les communautés associées (Fig.2).

Les rhizomes peuvent être de deux types : plagiotropes (à croissance horizontale) et orthotropes (à croissance verticale). Les rhizomes plagiotropes sont responsables de l'ancrage et de l'étendue en surface de l'herbier alors que les rhizomes orthotropes permettent l'étendue en hauteur de l'herbier (Boudouresque & Meneisz, 1982; Cinelli, *et al.*, 1995; Boudouresque, *et al.*, 2006). Ce lacis de rhizomes et de racines, allié aux feuilles, fonctionne comme un véritable piège à sédiment, entraînant une élévation de l'herbier au cours du temps, et donc du fond de la mer. Suite à cela, on obtient une structure typique appelée "matte". Cette matre, qui peut parfois être assez âgée, est la seule trace d'herbier qui subsiste lorsque celui-ci a disparu

d'une zone où il était présent autrefois ("matte morte" ; Molinier & Picard, 1952, *In* Boudouresque & Meneisz, 1982).

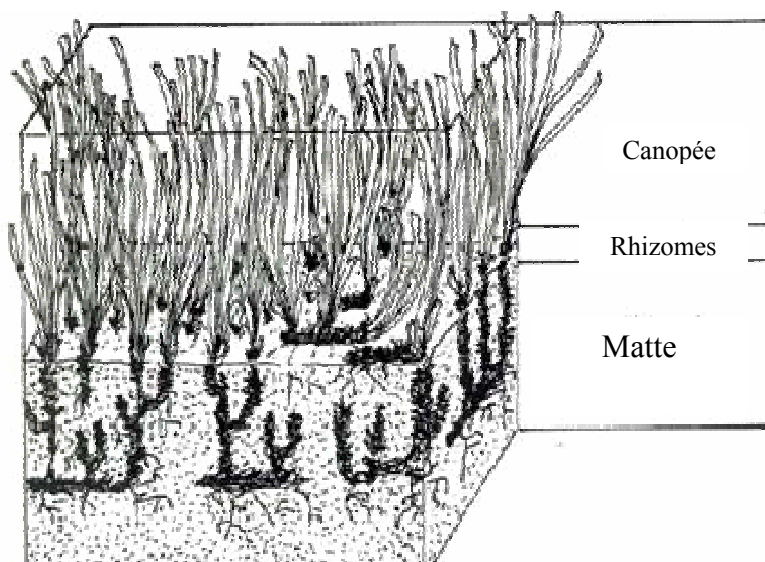


Fig. 2 : Schéma d'un herbier à *P. oceanica* montrant les trois compartiments qui le constituent : la canopée, les rhizomes et la matte (d'après Boudouresque & Meneisz, 1982, modifié).

2.2.2. Rôles des herbiers à *P. oceanica*

L'herbier de posidonies est très important pour la zone côtière méditerranéenne car il joue de nombreux rôles primordiaux. Il est notamment responsable du piégeage des particules en suspension par la canopée et le lavis de rhizomes, de la stabilisation des fonds par formation de la matte, de l'atténuation de l'hydrodynamisme, d'une importante production d'O₂, ainsi que de la production et de l'exportation d'une importante biomasse végétale (les plantes vivantes mais également les feuilles mortes qui constituent la litière) qui peut servir de base à diverses chaînes trophiques (Boudouresque & Meneisz, 1982; Pergent *et al.*, 1997; Duarte, 2002; Procaccini *et al.*, 2003; Gobert, *et al.*, 2005; Boudouresque, *et al.*, 2006).

L'herbier attire et concentre également une faune diversifiée et constitue un lieu de frai, de nurserie, d'abri ou de chasse pour de nombreux organismes, y compris certaines espèces économiquement rentables, comme certains crustacés, Sparidae, Serranidae, Labridae, Scorpaenidae, oursins, ... Dès lors, on comprend aisément l'intérêt de préserver ces zones (Boudouresque & Meneisz, 1982; Duarte, 2002; Lavery *et al.*, 2003; Gobert, *et al.*, 2005; Boudouresque, *et al.*, 2006).

En plus de ces rôles écologiques et économiques, les herbiers à *P. oceanica* sont également utilisés comme indicateurs de la qualité du milieu, ainsi que la faune et la flore de sa canopée (Delgado *et al.*, 1999; Cancemi, *et al.*, 2000; Guidetti, 2001; Pergent-Martini, *et al.*, 2005; Boudouresque, *et al.*, 2006; Romero, *et al.*, 2007).

2.2.3. Le compartiment sédimentaire

2.2.3.1. Généralité

Le compartiment sédimentaire des herbiers de posidonies est fort différent de celui que l'on observe au niveau de zones exemptes de cette Magnoliophyte. En effet, au lieu de n'être constitué que de sédiment, comme c'est le cas dans d'autres milieux, il est très riche en matrice. De plus, ce sédiment présente rarement des zones totalement anoxiques suite à la présence des rhizomes et racines de *P. oceanica*. En fait, pour pouvoir survivre en assurant les échanges gazeux et de nutriment au niveau de ses parties souterraines, elle maintient constamment une fine couche oxygénée autour de ces zones, oxygénant par la même occasion le sédiment environnant (Romero *et al.*, 1992; Ruiz & Romero, 2001). Dès lors, les zones anoxiques du sédiment, seront reléguées à des profondeurs beaucoup plus importantes que dans d'autres milieux (Danovaro, 1996). Evidemment, cette anoxie, ainsi que la distribution des nutriments, de la matière organique et des organismes est dictée par le climat et l'hydrodynamisme. En effet, lors des périodes de mélange important de la colonne d'eau (tempêtes) ou dans les zones plus battues, le sédiment est remis en suspension, ce qui favorise son mélange ainsi que celui de son contenu. A ces moments, on n'observe pas de stratification du sédiment. Par contre, lors des périodes plus chaudes et plus calmes (stratification de la colonne d'eau), on observe une variation verticale des paramètres du sédiment de l'herbier, qui se rapproche plus de celle observée dans les autres milieux. A ce moment, des zones d'anoxie peuvent se former à certains endroits (Meyer-Reil, 1983; Romero, *et al.*, 1992).

Ce compartiment est également fortement influencé par les apports de particules, qu'il s'agisse de matière organique provenant d'apports anthropiques, de rejets d'exploitation aquacole ou d'apports terrigènes. En effet, la canopée des herbiers agissant comme piège à sédiment, la moindre augmentation de ces apports provoque une accumulation de particules sur le fond et modifie les divers paramètres du sédiment. Ainsi, comparativement à la canopée des herbiers, les effets des perturbations environnementales s'y feront sentir plus rapidement.

Cela en fait un indicateur potentiel de la qualité du milieu (Cancemi, *et al.*, 2000; De Falco *et al.*, 2000; La Rosa *et al.*, 2001; Dell'Anno *et al.*, 2002).

2.2.3.2. La boucle microbenthique

Un des sous-systèmes majeurs des herbiers à *P. oceanica* est la boucle microbenthique. Celle-ci comprend la matière organique, les bactéries, le microphytobenthos et la meiofaune (Cancemi, *et al.*, 2000; De Falco, *et al.*, 2000; La Rosa, *et al.*, 2001; Dell'Anno, *et al.*, 2002; Fabiano *et al.*, 2004).

La matière organique que l'on trouve dans les herbiers de posidonies est abondante. Cependant, ses qualités nutritives sont relativement faibles (Fabiano *et al.*, 1995). En effet, celle-ci est majoritairement constituée de débris de feuilles de posidonies et de matte, matières hautement réfractaires. Cela aura un impact sur les organismes présents dans le sédiment et plus particulièrement sur les populations bactériennes (Danovaro *et al.*, 1994; Fabiano, *et al.*, 1995; Danovaro, 1996). Les seuls moments où cette matière organique devient plus favorable, sur le plan nutritif, sont les périodes de bloom de phytoplancton et de microphytobenthos, constitués de matière plus labile, ou en cas d'apports anthropiques importants (égout, exploitations aquacoles,...). A ces moments, la quantité de matière organique s'accumule dans les couches de surface (Meyer-Reil, 1983; Plante *et al.*, 1986; Danovaro, 1996).

Pour ce qui est des populations bactériennes, des concentrations plus importantes sont observées dans le sédiment, siège principal de la dégradation de la matière organique, que dans la colonne d'eau (Velimirov & Walenta-Simon, 1992). Parmi ces bactéries, on distingue quatre morphotypes, dont la distribution et l'abondance relative peuvent varier d'un type de sédiment à l'autre: les bacilles, de forme rectangulaire, les coques, petites et rondes, les vibrions, un peu en forme de boomerang, et les filament, cellules très allongées et fines (Šestanović *et al.*, 2005).

Comme signalé plus haut, la concentration en bactéries dépend de la quantité et de la qualité de la matière organique. Elle varie donc en fonction de cette matière, y compris en ce qui concerne la biomasse des cellules (plus grosses lorsque la qualité nutritive est bonne). Ainsi, dans un herbier de posidonies, le développement des populations bactériennes dépend du développement du plancton et du microphytobenthos, qui augmentent la qualité nutritive de la matière organique (Meyer-Reil, 1983; Danovaro, *et al.*, 1994; Albertelli *et al.*, 1999; Šestanović, *et al.*, 2005).

Parmi les facteurs qui affectent la distribution des bactéries au sein du sédiment, il faut également signaler le broutage par les organismes de la méiofaune (Albertelli, *et al.*, 1999; Hahn & Höfle, 2001; Šestanović, *et al.*, 2005) tels les flagellés et les polychaetes, des foraminifères,...

Ces organismes de la méiofaune, quant à eux, sont définis par leur taille. Il s'agit des organismes dont la taille est comprise entre 47 μm et 1 mm. Ceux-ci comprennent majoritairement des Nématodes, des Copépodes, des Annélides, des Plathelminthes ainsi que divers groupes de protozoaires (Fig.3). Parmi ceux-ci, certains se nourrissent de bactéries, d'autres de microphytobenthos et d'autres encore sont prédateurs de la méiofaune (Higgins & Thiel, 1988; Albertelli, *et al.*, 1999; Hahn & Höfle, 2001). Ils affectent également la stratification du sédiment, par les migrations (Miller, 2004) dont ils sont capables (phénomène de bioturbation).



Fig.4 : Photo d'organismes de la méiofaune provenant d'un échantillon de surface de la STARESO, en juin 2007, réalisée au microscope inversé. De gauche à droite : Nématode, Annélide, Foraminifère (Photo : D.Pête).

Le cycle de vie de ces organismes présente une période de recrutement importante au printemps et se passe totalement dans le compartiment sédimentaire, ce qui les rend très sensibles aux modifications de l'environnement. En effet, si les conditions deviennent défavorables à la reproduction, les organismes disparaîtront directement, ce qui est un argument supplémentaire en faveur de l'utilisation du compartiment sédimentaire comme indicateurs de perturbations environnementales (Dell'Anno, *et al.*, 2002; Lampadariou *et al.*, 2005).

Le microphytobenthos, quant à lui, présente une variation saisonnière marquée, étant donné que sa croissance dépend de la lumière et de l'apport de nutriment. Il est majoritairement composé de diatomées et sa biomasse est, en dehors de périodes de mélange, maximale dans la couche de surface du sédiment. Ainsi, on observe une décroissance de sa biomasse avec la

profondeur de sédiment et une biomasse maximale au printemps (Danovaro, *et al.*, 1994; La Rosa, *et al.*, 2001).

De plus le microphytobenthos est particulièrement sensible aux apports d'origine anthropique. Cela se marque par un quasi-doublement des effectifs dans la couche de surface (Plante, *et al.*, 1986; La Rosa, *et al.*, 2001).

Ainsi, le compartiment sédimentaire semble un choix judicieux pour ce qui est de déterminer les effets de perturbations environnementales au niveau des herbiers de posidonies. De plus, son turnover est rapide, ce qui le rend plus sensible à ses perturbations.

3. Objectifs

Cette étude est une étude préliminaire s'inscrivant dans le cadre d'une thèse de doctorat, portant sur la caractérisation de l'utilisation de l'exergie pour mesurer et détecter les perturbations affectant les herbiers à *Posidonia oceanica*, et ce au sein du compartiment sédimentaire.

En effet, la mise en place de la Directive Cadre Eau (WFD 2000/60/EC) par l'Union Européenne préconise la recherche de nouveaux outils permettant de détecter et de quantifier les perturbations des écosystèmes, afin d'aboutir à une gestion durable de ceux-ci.

Dans ce contexte, il est proposé d'étudier l'intérêt des orienteurs thermodynamiques que sont l'exergie et l'exergie spécifique. Pour cela, une attention particulière a été portée à la boucle microbenthique (matière organique, bactéries, microphytobenthos, méiofaune) des herbiers à *P. oceanica*, sous-système important de cet écosystème dominant en Méditerranée. Cette boucle microbenthique présente l'avantage de réagir plus rapidement que la posidonie aux perturbations environnementales.

Dès lors, les objectifs de ce travail sont de quantifier les différents paramètres intervenant dans le calcul de l'exergie, de comprendre les interactions qu'ils peuvent avoir entre eux et avec leur environnement ainsi que de déterminer les variations potentielles du calcul de l'exergie entre deux sites différents, pour deux saisons différentes.

4. Matériel et méthodes

4.1. Sites d'étude et périodes de prélèvements

Les prélèvements ont été réalisés en Baie de Calvi (42° 35' N, 8° 43' E), Corse, en mars et en juin, en deux sites différents (Fig.5) : la STARESO (STation de REcherches Sous-marines et Océanographiques) à une profondeur de 10 m et la plage de l'Alga, vers 7-8 m. Le site STARESO est caractérisé par de faibles perturbations d'origines anthropiques suite aux rejets des eaux usées de la station. Ces rejets ne sont abondants que lorsque la station est fort fréquentée, ce qui n'est pas le cas en mars. Cependant, cette augmentation commence à se faire sentir en juin.

L'herbier qui y est présent est un herbier continu sur sable, présentant une densité de 400 à 700 faisceaux.m⁻² (Soullard *et al.*, 1994). La granulométrie y est plus grossière qu'à l'Alga (Dyc, 2006).

La plage de l'Alga est, quant à elle, caractérisée par peu de perturbations anthropiques sauf l'été, où elle subit les effets de l'ancrage des bateaux et de leurs rejets. Ce phénomène ne concerne pas les prélèvements du mois de mars mais peut affecter les résultats du mois de juin, début de la fréquentation de la plage.

L'herbier que l'on retrouve à l'Alga est un herbier sur rocher présentant une densité semblable à celle de STARESO mais caractérisé par la présence d'une rivière de retour (Boudouresque & Meneisz, 1982; Dyc, 2006), ce qui entraîne des conditions hydrodynamiques particulières au niveau de cette zone (De Falco, *et al.*, 2000).

4.2. Techniques de prélèvements

Les prélèvements de sédiments ont été réalisés par carottage. Les carottes sont constituées de tubes en inox de 4,7 cm de diamètre et de 25 cm de long. Leur extrémité inférieure est taillée de manière à permettre une pénétration plus facile dans le sédiment.

Ainsi, pour chaque saison, six carottes ont été prélevées à chaque site. Parmi ces six carottes, trois ont été utilisées pour la détermination des paramètres bactériens, la quantification de la biomasse et des pigments. Les trois autres, ont été conditionnées en vue de la détermination de la méiofaune.

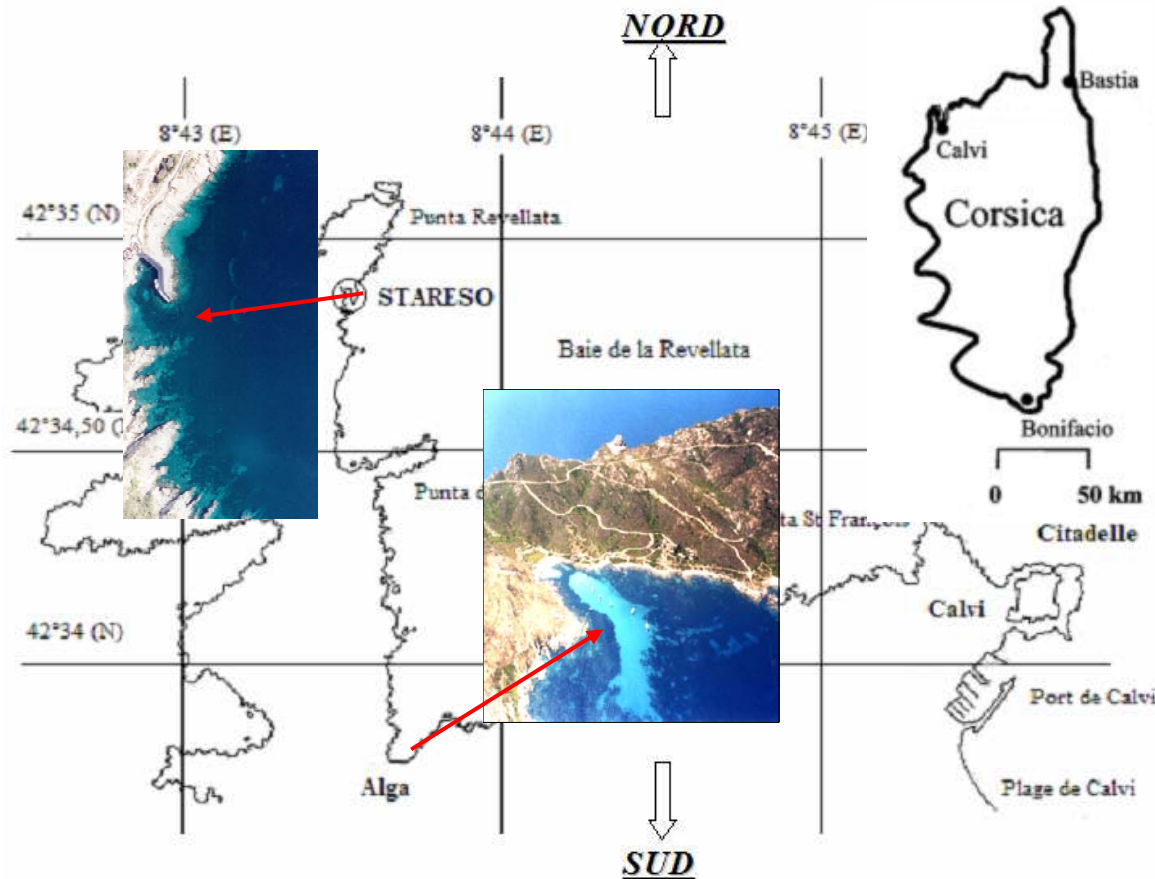


Fig. 5 : Localisation des deux sites de prélèvement, STARESO et Alga. Carte de la Corse d'après Gobert *et al.*, 2003. Carte de la baie d'après Jansens, 2000. Photo d'après STARESO.

4.3. Conditionnement des échantillons

Les six carottes prélevées ont été découpées en cinq tranches, lorsque la quantité de sédiment prélevée le permettait : 0-1 cm, 1-2 cm, 2-5 cm, 5-10 cm et 10-15 cm. En général, toutes les carottes étudiées mesuraient au moins 10 cm, à l'exception des carottes du mois de juin, provenant du site de l'Alga.

Pour chaque tranche, des estimations qualitatives de la quantité de matte (beaucoup/peu ou pas) et de l'anoxie (oui/non) ont été réalisées.

Les tranches provenant des trois carottes utilisées pour la matière organique, les bactéries et le microphytobenthos ont été, chacune homogénéisées à l'aide de ciseaux d'abord puis d'un système de mortier et de pilon.

Chaque tranche de carotte a ensuite été conditionnée suivant le protocole adéquat.

4.3.1. Matière organique, microphytobenthos

Pour la matière organique et le microphytobenthos, environ deux grammes de sédiment de chaque couche ont été prélevés, enfermés dans un morceau d'aluminium et placés directement au congélateur, à -20°C dans l'obscurité. En effet, pour la détermination de la biomasse du microphytobenthos, il est impératif que les échantillons soient maintenus dans le noir, afin d'éviter toute dégradation de la chlorophylle *a* par la lumière.

4.3.2. Paramètres bactériens

Le protocole utilisé pour le conditionnement des échantillons bactériens a été fourni par le Pr. Velimirov (pers. comm.).

Selon ce protocole, pour chaque carotte, entre 1,5 et 1,9 g de sédiment ont été prélevés. Ce sédiment a immédiatement été placé dans un tube Falcon, préalablement stérilisé. Dans ce tube, 30 ml d'eau MilliQ ont été ajoutés, ainsi que 4 ml de formaldéhyde 37 %. Compte tenu de l'eau interstitielle présente dans l'échantillon, on obtient une concentration finale en formaldéhyde de l'ordre de 4 %. Ensuite, les échantillons ont été placés à 4°C pour une durée ne dépassant pas trois semaines, afin d'éviter toute perte d'information (Gundersen *et al.*, 1996).

En plus de cela, la densité du sédiment a été déterminée pour chaque couche. En effet, le passage d'un nombre de bactérie par unité de volume à un nombre de bactéries par gramme de sédiment nécessite la connaissance de la densité du sédiment, pour l'échantillon considéré. Afin de déterminer cette densité, un tube eppendorf de 1,5 ml a été rempli de sédiment et pesé.

4.3.3. Méiofaune

Les tranches réalisées dans le cadre de l'analyse de la méiofaune ont été placées, dans leur intégralité, dans une solution de formaldéhyde 4 %, à laquelle quelques gouttes de rose bengale ont été ajoutées. Ce rose bengale colore les protéines animales vivantes et permet de détecter plus facilement les organismes de la méiofaune. Après 48h de fixation, les échantillons ont été tamisés et transférés dans de l'éthanol 70 %, afin d'éviter la dégradation des organismes dans le formaldéhyde (Higgins & Thiel, 1988). Ces échantillons de méiofaune n'ont pu être traités plus complètement car il n'a pas été possible de mettre au point un protocole d'extraction efficace dans le temps imparti pour ce travail.

4.4. Analyse des échantillons

4.4.1. Matière organique

La quantité totale de matière organique a été déterminée par calcination (Pusceddu *et al.*, 2004). Pour cela, la quantité de sédiment prélevée dans chaque tranche a été pesée et placée dans un creuset, à 60°C, pendant 36 à 48h (jusqu'à l'obtention d'une masse constante). Ensuite, ce creuset a été calciné dans un four à moufles à une température de 450°C pendant au moins 12h. La masse des creusets à enduite été déterminée à nouveau.

Ainsi, la quantité de matière organique totale, exprimée en mg de matière organique par g de sédiment sec est donnée par :

$$Biomasse\ MO\ (mg \cdot g^{-1} P.S.) = \frac{P.S.(g) - P.C.(g)}{P.S.(g)} \times 1000,$$

où P.S. correspond au poids sec du sédiment exprimé en gramme et P.C. au poids de l'échantillon après calcination, exprimé en gramme également.

Ce dosage de matière organique a également permis de calculer le rapport poids sec sur poids frais de chaque couche. Celui-ci a été utilisé pour transformer toutes les valeurs bactériennes en unité de masse de l'échantillon par gramme de sédiment sec.

4.4.2. Paramètres bactériens

En ce qui concerne les bactéries, plusieurs paramètres ont été mesurés, pour chaque morphotype ainsi que de manière globale, sans distinction de forme. Il s'agit de l'abondance, la biomasse et la biomasse moyenne d'une cellule.

La méthode de l'Acridine Orange (*Acridine Orange Direct Countig*, AODC) a été utilisée pour déterminer ces paramètres (Hobbie *et al.*, 1977).

Ainsi, 5 ml de tétrapyrophosphate ont été ajoutés à l'échantillon formolé et laissés réagir pendant 20 minutes. Cette opération a pour but de faciliter le détachement des cellules bactériennes lors de la sonication. Ensuite, l'échantillon a été passé dans un sonicateur pendant 3x20 secondes, avec des temps de pause de 10 secondes entre chaque sonication. L'étape suivante consiste en la dilution de l'échantillon jusqu' à l'obtention d'un facteur 2000x. De cet échantillon, un nombre de millilitres correspondant à la quantité de bactéries présentes dans l'échantillon est prélevé. Ce nombre est plus ou moins élevé selon que l'abondance des bactéries est élevée ou non.

La fraction ainsi prélevée est placée sur un filtre noir, d'une porosité de 0,2 µm (Black Nucleopore Track-etched Membrane, Whatman), avec deux gouttes d'une solution d'Acridine

Orange 0,01 % pendant environ 3 minutes. Le tout est ensuite filtré et le filtre observé en microscopie à épifluorescence pour effectuer les mesures d'abondance et de biovolume, nécessaires à la détermination de la biomasse des cellules (Velimirov & Walenta-Simon, 1992; Fischer & Velimirov, 2000).

Le calcul de la biomasse est en ensuite réalisé par la méthode décrite dans Velimirov & Walenta-Simon (1992).

Cependant, les valeurs obtenues correspondent à des abondances et des biomasses exprimées par g de poids frais. Ces valeurs ont été corrigées en divisant les valeurs obtenues par le rapport P.S/P.F. de sédiment obtenu pour le calcul de la matière organique.

4.4.3. Microphytobenthos

La biomasse de microphytobenthos est estimée en multipliant par un facteur 30 (De Jonge, 1980; Danovaro, 1996) la concentration en chlorophylle a présente dans le sédiment. Cette concentration, ainsi que celle des phaeopigments est déterminée au spectrophotomètre (Lorenzen, 1967; Pusceddu, *et al.*, 2004, adaptés).

Pour cela, chaque échantillon est placé dans un tube, préalablement pesé. A cet échantillon, est rajouté 0,1 mg de $MgCO_3$. Les tubes contenant le sédiment sont repesés et 7 ml d'acétone y sont ajoutés. Une agitation vigoureuse des tubes à l'aide d'un vortex pendant 30 secondes est nécessaire pour bien mélanger leur contenu. Ils sont, juste après, stockés une nuit à 4°C et à l'obscurité. Ensuite, les tubes sont centrifugés à 10000 tours/min. pendant 45 minutes. C'est le surnageant qui servira pour la mesure au spectrophotomètre. Pour celle-ci, 3 ml sont prélevés et placés dans une cuvette en plastique de 1 cm de chemin optique. L'absorbance est lue à 750 nm, afin d'estimer la turbidité de l'échantillon. Si la valeur obtenue est supérieure à 0,005, cela signifie qu'il reste des particules en suspension dans le surnageant et une nouvelle centrifugation est nécessaire. Après cette lecture, l'absorbance à 665 nm est mesurée. 2 ml de HCl 0,1 N sont ensuite ajoutés, directement dans la cuvette et les absorbances mesurées à nouveau.

Les concentrations en chlorophylle a et en phaeopigments peuvent ensuite être calculées :

$$Chl - a (\mu g \cdot g^{-1} PS) = 26,7 \cdot [A665_0 - A665_a] \cdot [v + (PP_u - PP_s)] \cdot (CO \cdot P_s)^{-1}$$

$$Phaeo (\mu g \cdot g^{-1} PS) = 26,7 \cdot [(1,7 \cdot A665_a) - A665_0] \cdot [v + (PP_u - PP_s)] \cdot (CO \cdot P_s)^{-1}$$

où A_{665_0} = l'absorbance de l'échantillon à 665 nm - l'absorbance de l'échantillon à 750 nm avant acidification ; A_{665_a} = l'absorbance de l'échantillon à 665 nm - l'absorbance de l'échantillon à 750 nm après acidification ; v le volume d'acétone ajouté (ici = 7 ml) ; CO = le trajet optique ; PP_u = le poids du tube contenant le sédiment frais et le $MgCO_3$; PP_s = le poids du tube contenant le sédiment sec et P_s = le poids sec.

Cependant, le calcul des phaeopigments ne permet pas de calculer les concentrations pour des valeurs d'absorbance A_{665_0} supérieure à $(1,7 \cdot A_{665_a})$. Dès lors, les échantillons pour lesquels cela se produisait n'ont pas été pris en compte dans les traitements statistiques.

Il faut également signaler que le facteur correctif 30 entraîne très probablement des estimations de biomasse de microphytobenthos légèrement fausses, étant donné que le rapport C/Chl-a varie suivant la saison et les conditions environnementales. Cependant le facteur 30 est celui le plus utilisé dans la littérature concernant les herbiers de posidonies. Dès lors, par souci de comparaison, c'est ce facteur qui a été choisi (Danovaro, *et al.*, 1994; Danovaro, 1996).

4.5. Traitement statistique

La méthode statistique utilisée pour tester la significativité des variations observées est le test de Kruskal-Wallis. Il a été choisi parce que la distribution des variables n'est pas normale et parce que les effectifs étudiés sont réduits, ce qui ne permet pas d'utiliser l'ANOVA. Des analyses de corrélations ont également été réalisées à l'aide du logiciel STATISTICA.

5. Résultats

5.1. Matière organique

La distribution verticale de la biomasse de matière organique (MO) étudiée ici (Fig. 6), ne montre pas de tendance particulière à l'Alga, alors qu'une tendance à l'augmentation est observée au niveau de la STARESO. Pour ce site, les moyennes passent de $21,80 \pm 4,23$ et $23,40 \pm 11,73$ mg de MO par gramme de poids sec de sédiment (g PS) dans le premier centimètre des carottes, à $67,65 \pm 30,92$ et $51,40 \pm 4,45$ mg/g PS dans la dernière couche, en mars et en juin respectivement. Cependant, la variation observée n'est pas significative. Il n'y a donc pas de différence entre les couches.

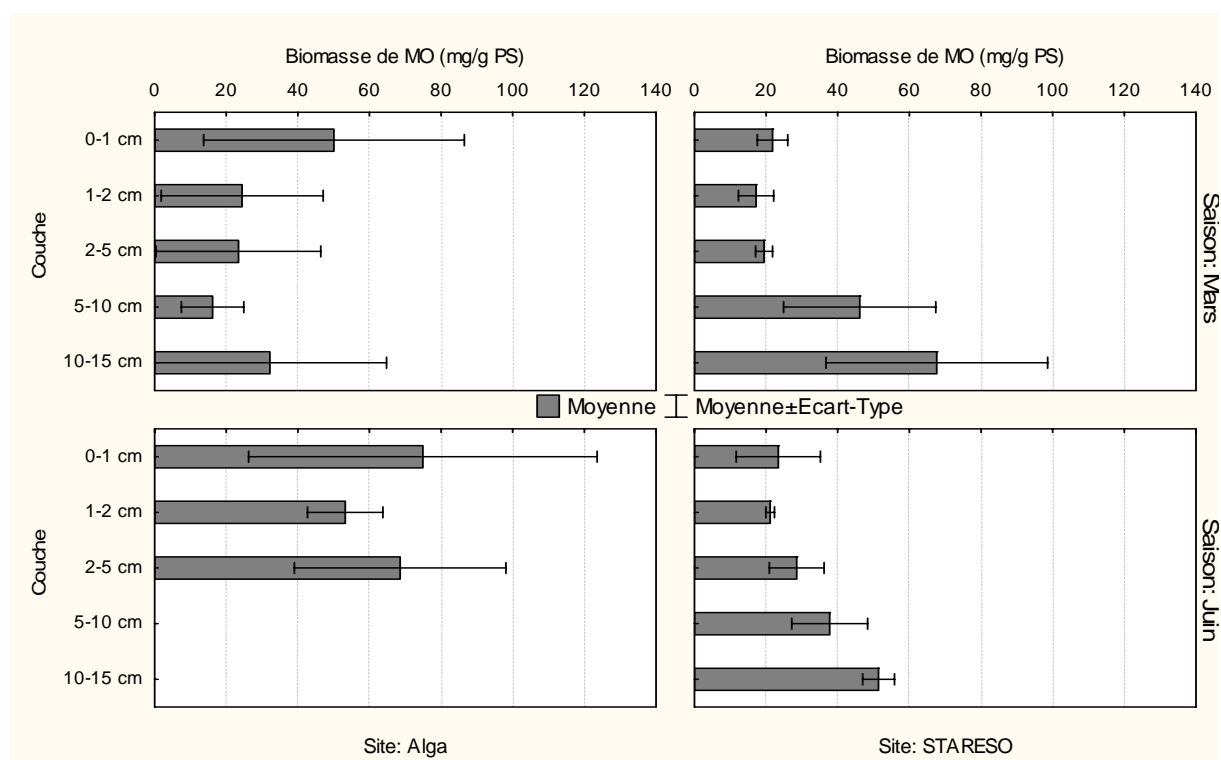


Fig. 6 : Variations de la biomasse de la MO (mg/g PS) en fonction de la profondeur de sédiment. En haut : mois de mars, en bas : mois de juin, à gauche : Alga, à droite : STARESO.

Si l'on compare les deux sites, on observe des valeurs plus élevées ($p = 0,005$) à l'Alga qu'à la STARESO au mois de juin, mais pas pour le mois de mars. Cette variation se marque pour les couches 1-2 cm et 2-5 cm ($p = 0,049$) mais pas au niveau de la couche de surface.

Pour ce qui est de la variation saisonnière, on n'observe pas de variation globale au niveau de la STARESO même si une différence significative est observée pour la couche 2-5 cm ($p = 0,049$). Pour l'Alga, les biomasses observées sont plus faibles en mars qu'en juin ($p = 0,013$).

5.2. Bactéries

De même que pour la matière organique, on observe une tendance à l'augmentation de l'abondance et de la biomasse bactérienne (Fig. 7 et Fig. 8) avec la profondeur de sédiment pour le site STARESO, mais uniquement pour le mois de juin. Cependant, tout comme pour la matière organique, ces variations ne sont pas significatives et on considère qu'il n'existe pas de variations d'abondance et de biomasse bactérienne totale entre les différentes couches.

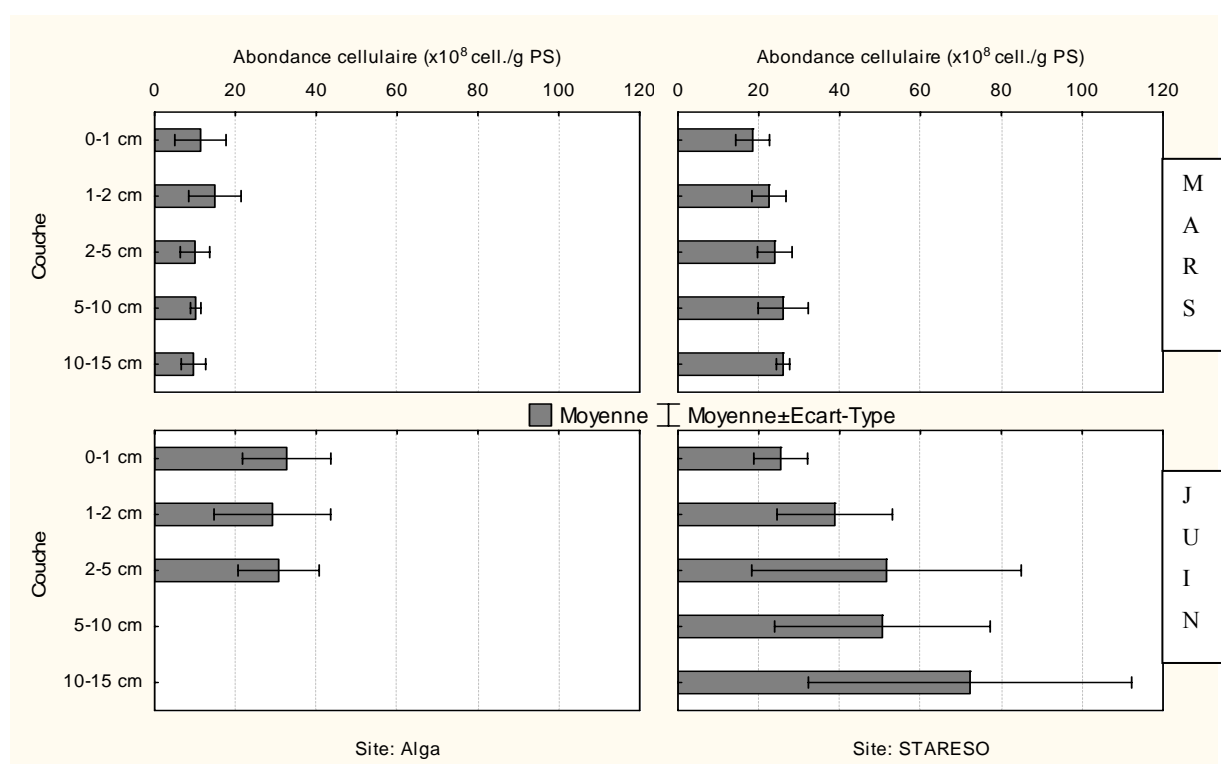


Fig. 7 : Variations de l'abondance bactérienne ($\times 10^8$ cellules/g de sédiment DW) en fonction de la profondeur de sédiment. En haut : mois de mars, en bas : mois de juin, à gauche : Alga, à droite : STARESO.

L'abondance bactérienne, contrairement à la biomasse de matière organique, ne varie pas significativement entre les deux sites au mois de juin. Pour le mois de mars, cette variation est hautement significative ($p < 0,0001$). Elle se marque au niveau des couches 1-2 cm, 2-5 cm et 5-10 cm ($p = 0,049$) pour lesquelles elle est plus élevée à la STARESO qu'à l'Alga.

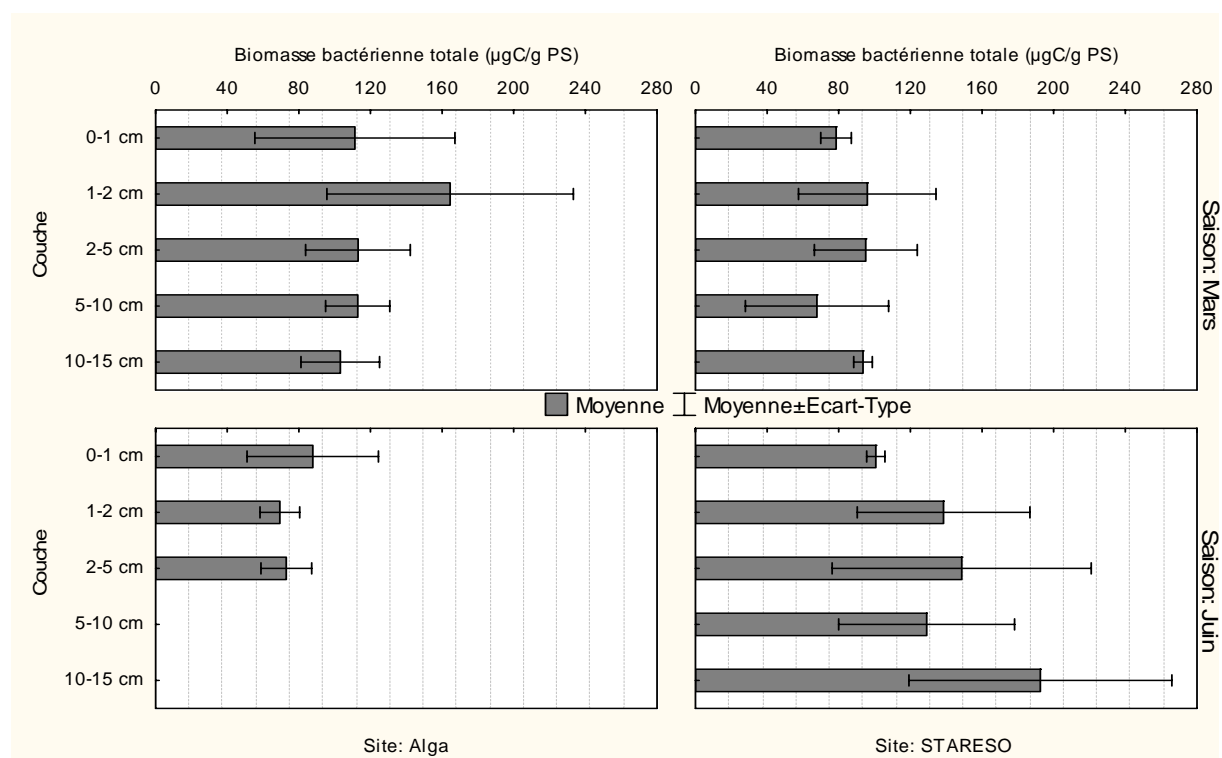


Fig. 8 : Variations de la biomasse bactérienne ($\mu\text{gC/g PS}$) en fonction de la profondeur de sédiment. En haut : mois de mars, en bas : mois de juin, à gauche : Alga, à droite : STARESO.

La biomasse bactérienne, quant à elle, diffère entre les deux sites, aussi bien pour le mois de mars que pour le mois de juin ($p = 0,007$ et $0,003$, respectivement). En effet, la biomasse bactérienne est plus élevée à l'Alga qu'à la STARESO pour le mois de mars mais elle est plus élevée à la STARESO qu'à l'Alga pour le mois de juin. En mars, cette différence se fait particulièrement ressentir, pour la couche 5-10 cm ($p = 0,049$).

Il existe également une variation saisonnière globale pour les deux sites, aussi bien en ce qui concerne l'abondance ($p = 0,010$ pour STARESO et $p < 0,0001$ pour l'Alga) que pour la biomasse bactérienne ($p = 0,006$ pour l'Alga et $p = 0,003$ pour STARESO). L'abondance se marque par un nombre plus élevé de bactéries en juin qu'en mars et plus particulièrement, au niveau des couches 0-1 cm et 2-5 cm ($p = 0,049$ pour les deux) des carottes de l'Alga.

En ce qui concerne la biomasse, comme on pouvait le prévoir au vu des résultats de comparaison entre sites, des variations inverses sont observées pour les deux stations de prélèvement. En effet, pour l'Alga, les valeurs sont plus élevées en mars qu'en juin alors que le phénomène inverse est observé à la STARESO. De plus, à cet endroit, la différence se marque significativement au niveau de la première couche ($p = 0,049$).

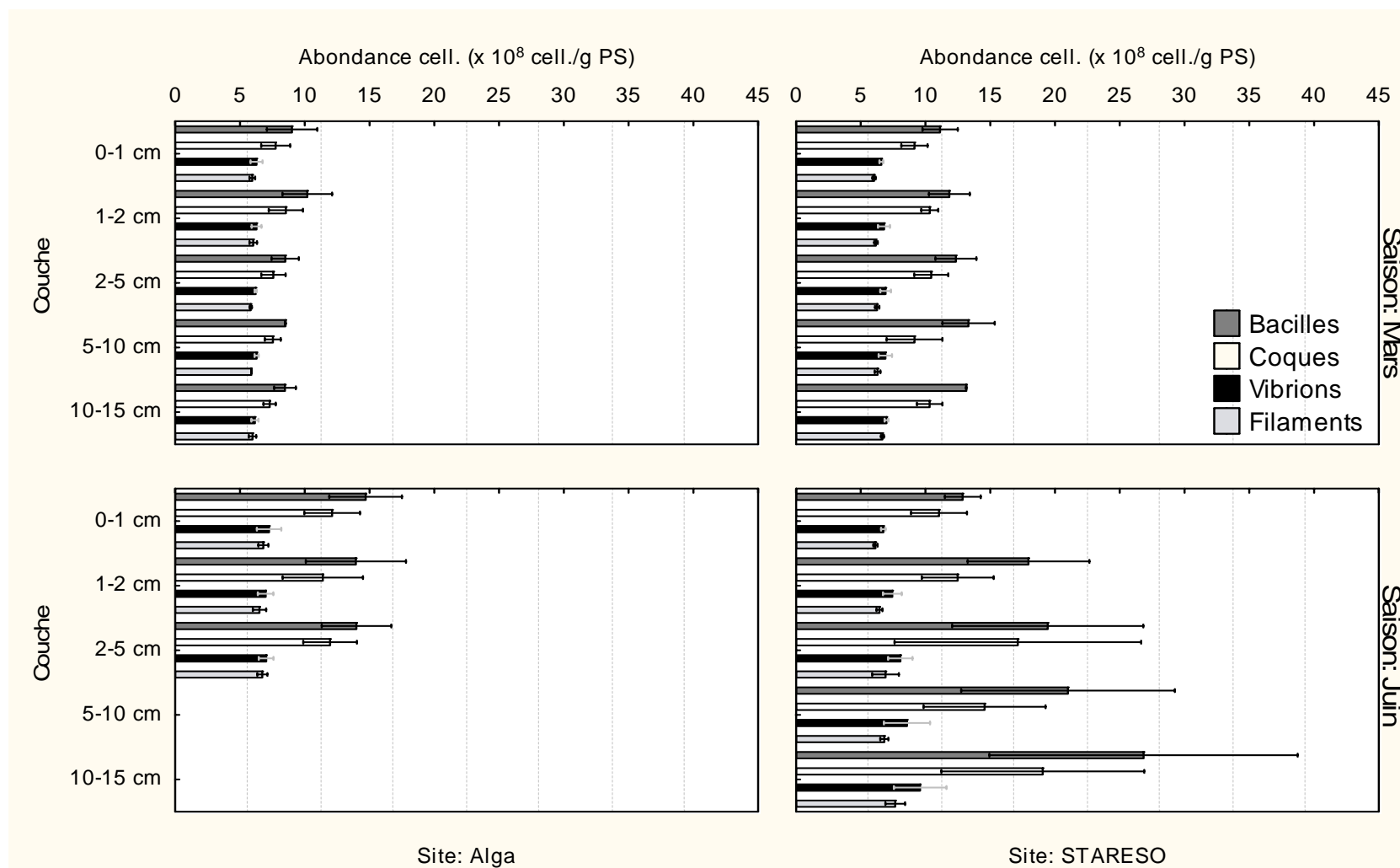


Fig. 9 : Variations de l'abondance des différents morphotypes bactériens (bacilles, coques, vibrions et filaments), exprimée en $\times 10^8$ cellules/g PS, en fonction de la profondeur du sédiment. . En haut : mois de mars, en bas : mois de juin, à gauche : Alga, à droite : STARESO. Les bâtonnets représentent les moyennes \pm écart-type.

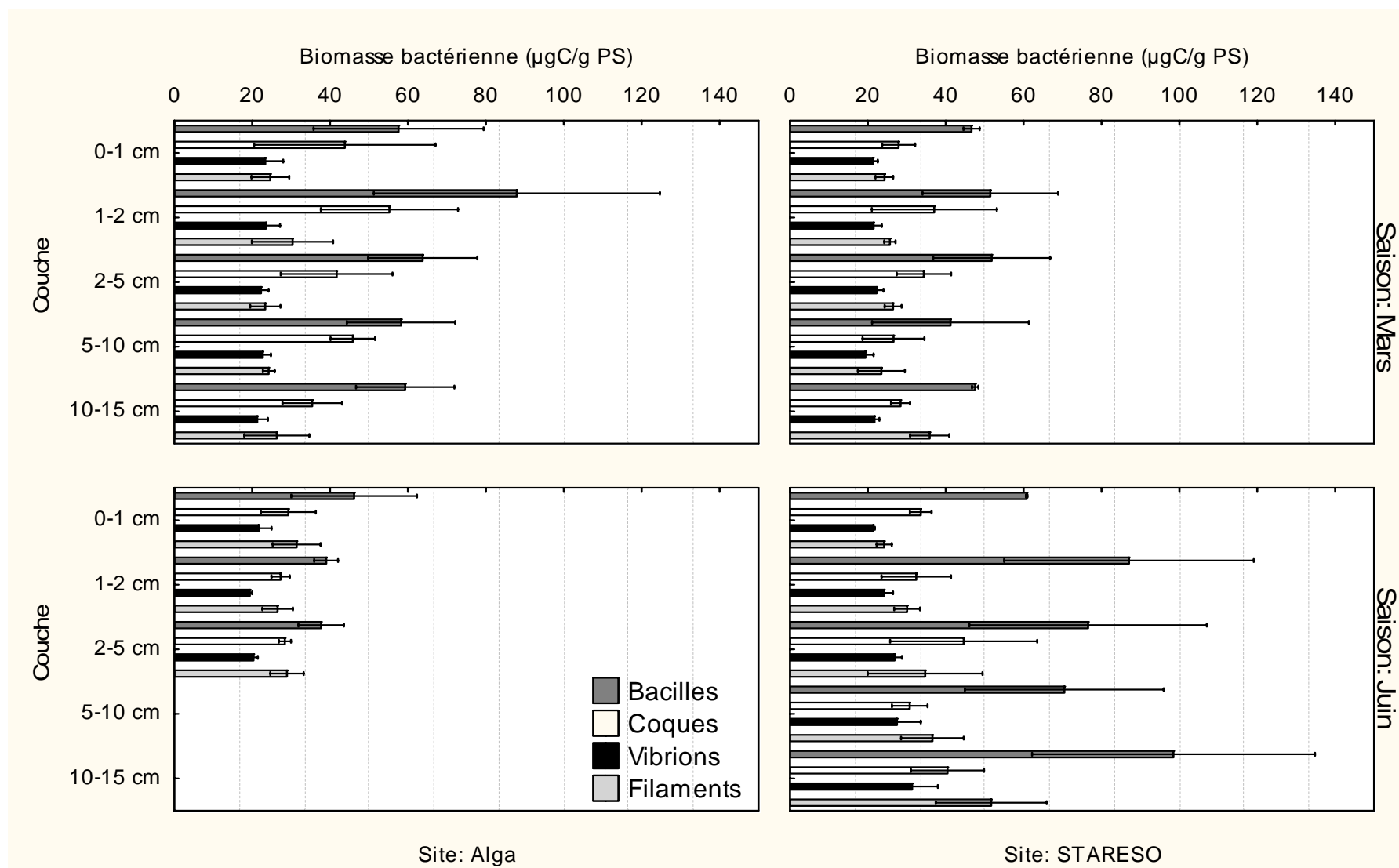


Fig. 10 : Variations de la biomasse des différents morphotypes bactériens (bacilles, coques, vibrions et filaments), exprimée en µgC/g PS, en fonction de la profondeur du sédiment. . En haut : mois de mars, en bas : mois de juin, à gauche : Alga, à droite : STARESO. Les bâtonnets représentent les moyennes ± écart-type.

Si l'on s'attelle maintenant à la distribution verticale des abondances et des biomasses pour chacun des morphotypes bactériens étudiés (Fig. 9 et 10), on constate que les deux morphotypes les plus abondants sont les bacilles et les coques, ce qui se voit également sur les graphes d'abondances relatives (Fig. 11 et 12). Ce sont donc les variations de ces deux morphotypes qui influencent le plus les valeurs totales observées plus haut.

Pour un même site, la même période d'échantillonnage, et le même morphotype, on devine la même tendance à l'augmentation d'abondance que celle observée pour l'abondance totale, la biomasse totale et la MO. Cependant, comme c'était le cas précédemment, la différence entre les couches n'est significative pour aucune des périodes et aucun des sites.

Concernant la biomasse de chaque morphotype, aucune tendance ne se dégage.

Ainsi, il n'y a pas de variation significative d'abondance et de biomasse en fonction de la profondeur du sédiment pour les différents morphotypes étudiés.

En ce qui concerne la différence d'abondance entre sites, on observe des valeurs plus élevées à la STARESO qu'à l'Alga ($p < 0,001$), pour tous les morphotypes en mars. Ces variations sont bien marquées pour tous les morphotypes aux profondeurs de sédiment comprises entre 2 et 10 cm ($p = 0,049$). En juin, les bactéries filamenteuses de la couche 0-1 cm ($p = 0,049$) sont moins abondantes à la STARESO qu'à l'Alga.

Concernant la biomasse des morphotypes, des valeurs plus élevées sont observées en mars à l'Alga pour les coques et les bacilles ($p = 0,006$ et $0,008$ respectivement) et plus élevées en juin à la STARESO pour tous les morphotypes sauf pour les bactéries filamenteuses ($p_{\text{bacilles}} = 0,001$, $p_{\text{coques}} = 0,045$ et $p_{\text{vibrions}} = 0,001$).

Les abondances des différents morphotypes sont plus importantes en juin qu'en mars pour les deux sites ($p < 0,036$ à STARESO et $p < 0,001$ à l'Alga) et principalement au niveau des couches 0-1 cm et 2-5 cm de l'Alga ($p = 0,049$).

Les biomasses à la STARESO sont, quant à elles, plus élevées en juin qu'en mars pour les vibrions et les bacilles ($p = 0,001$ dans les deux cas), essentiellement au niveau de la couche 2-5 cm et 0-1 cm pour respectivement. A l'Alga, cette saisonnalité se caractérise par des biomasses plus faibles des bacilles et des coques ($p = 0,002$ et $0,006$ respectivement) en juin par rapport au mois de mars.

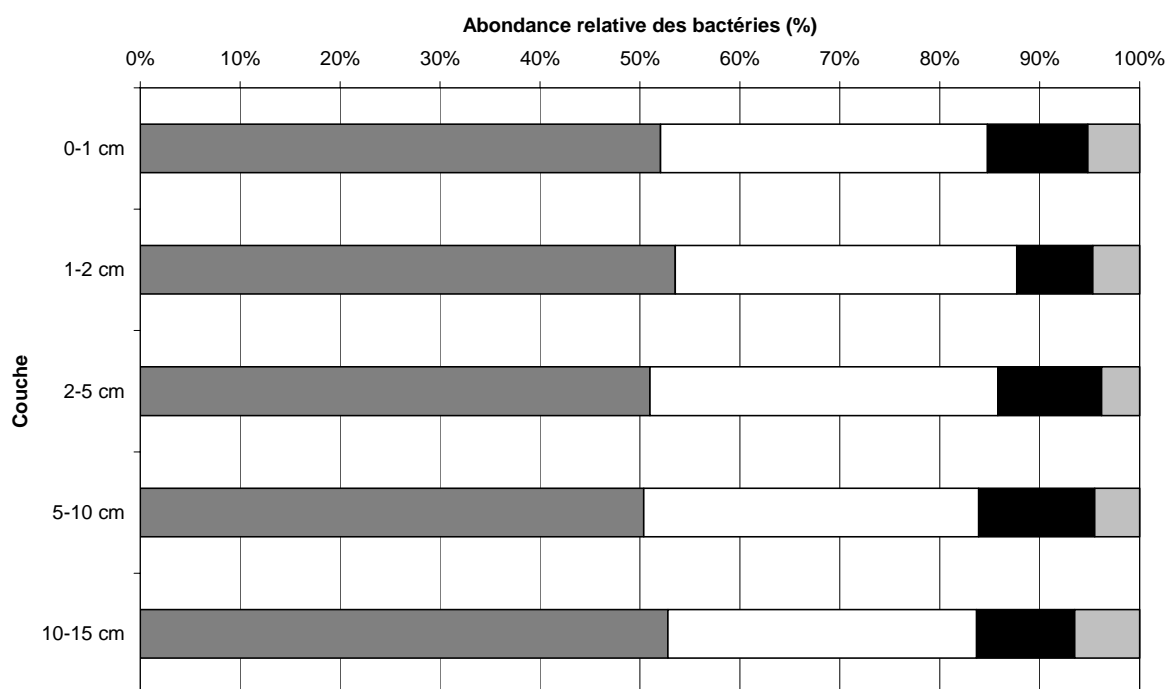
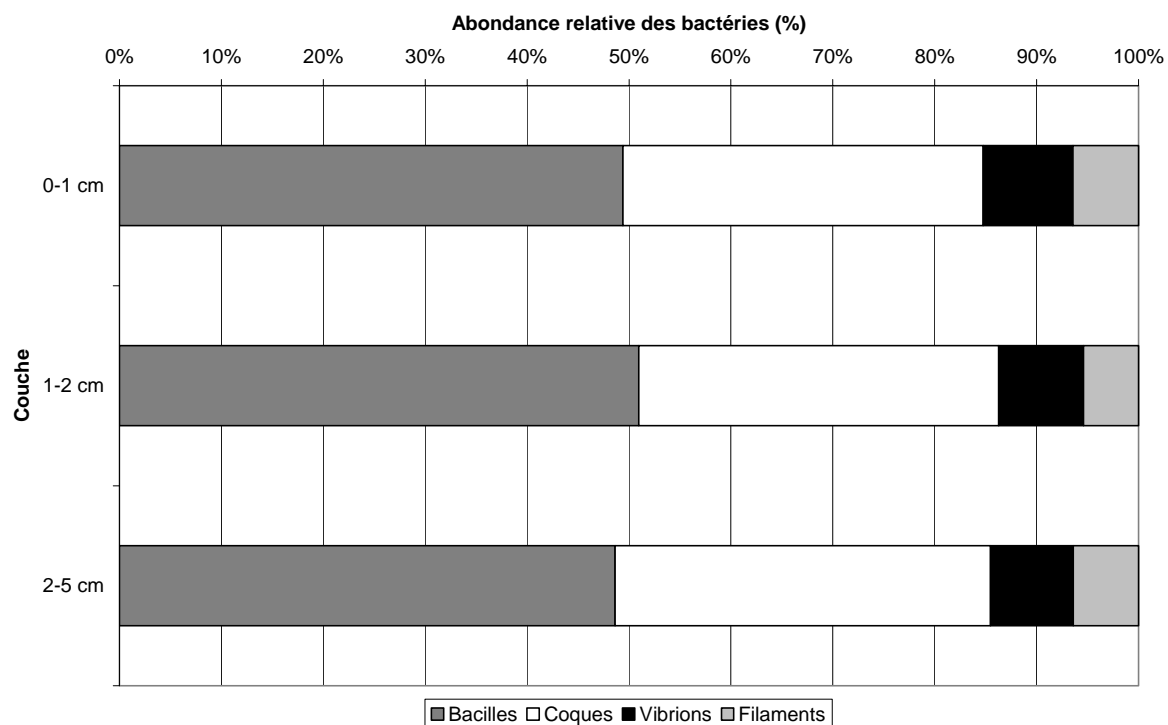


Fig. 11 : Abondance relative des différents morphotypes bactériens (en %) en fonction de la profondeur de sédiment pour le site de l'Alga. En haut : mois de mars, en bas : mois de juin

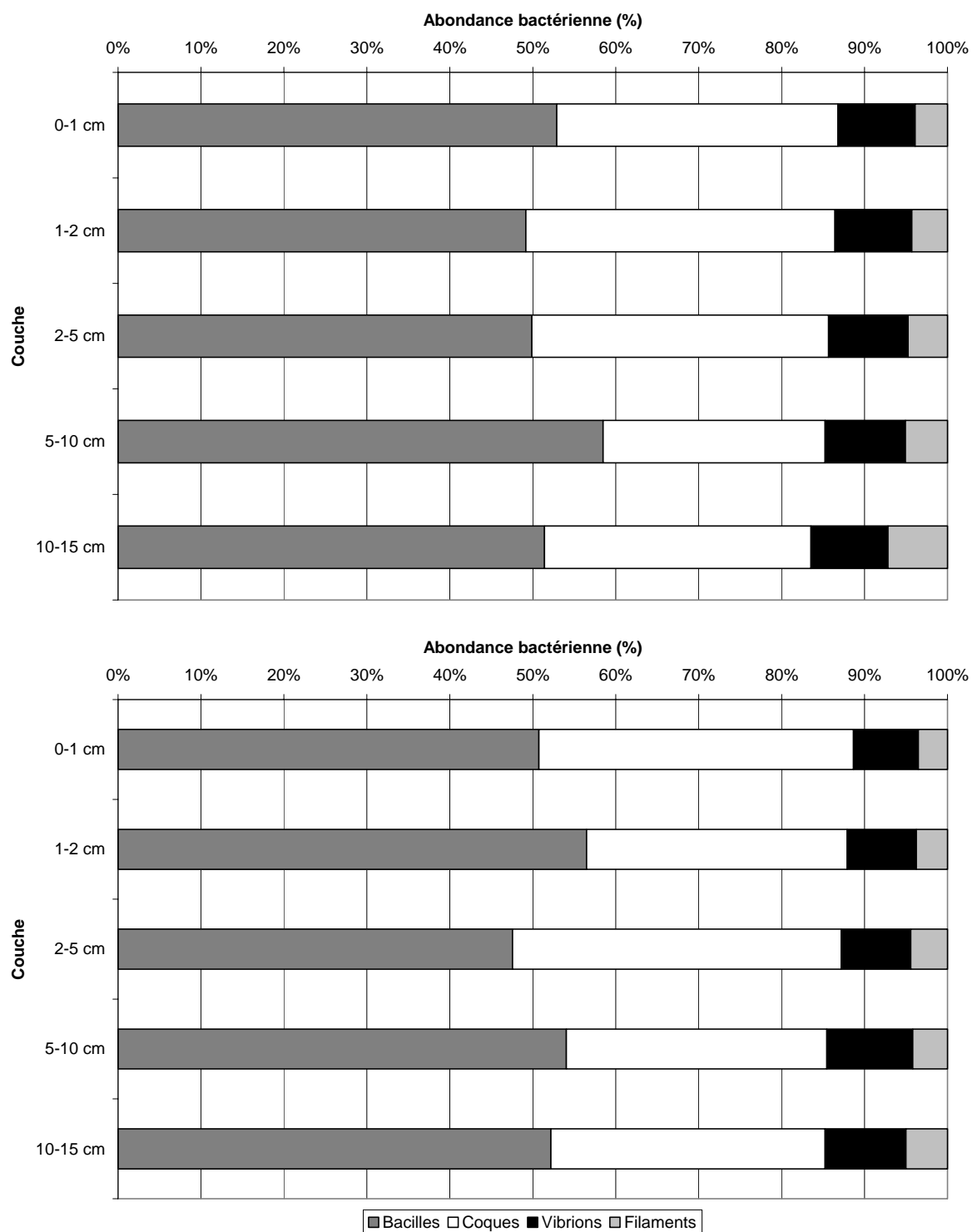


Fig. 12 : Abondance relative des différents morphotypes bactériens (en %) en fonction de la profondeur de sédiment pour la STARESO. En haut : mois de mars, en bas : mois de juin.

L'abondance relative (Fig. 11 et 12) des différents morphotypes reste relativement identique quels que soient le site, la saison et la couche envisagée. Comme signalé précédemment, les bacilles constituent le morphotype dominant du sédiment des herbiers à *P. oceanica* (environ 50 % des bactéries), suivi par les coques (environ 35 %), les vibrions (environ 10 %) et les bactéries filamenteuses (environ 5 %).

En ce qui concerne la variation verticale de la biomasse d'une cellule bactérienne (Fig. 13) dans les quinze premiers centimètres du sédiment, aucune variation ne peut être mise en évidence. Par contre, une différence est observée entre les deux sites, et ce pour les deux saisons envisagées ($p < 0,0001$ en mars et $p = 0,001$ en juin). En mars, les bactéries sont de taille plus importante à l'Alga qu'à la STARESO. Cette différence se retrouve pour toutes les couches du sédiment sauf pour la couche 10-15 cm.

En juin, les bactéries sont de taille plus importante au niveau de la STARESO qu'au niveau de l'Alga, essentiellement pour les couches correspondant aux profondeurs 0-1 cm et 2-5 cm. Cette différence entre les deux sites pour les deux saisons permet d'expliquer les différences observées au niveau des biomasses et des abondances.

Pour le site STARESO, il n'existe pas de variation significative entre les deux saisons. Par contre, à l'Alga, la biomasse d'une cellule est plus élevée ($p = 0,0001$) en mars qu'en juin, principalement au niveau des couches 0-1 cm et 2-5 cm ($p = 0,049$ pour les deux couches).

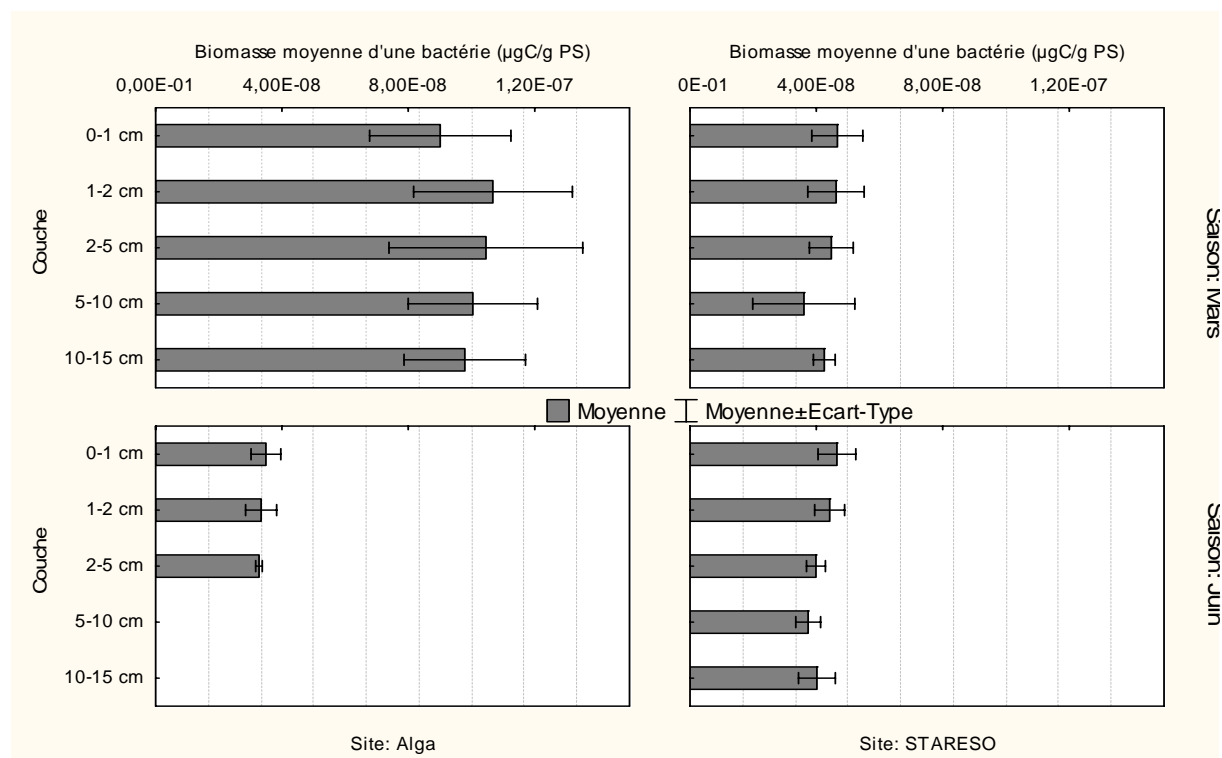


Fig. 13 : Variations de la biomasse d'une bactérie (µgC/g de sédiment DW) en fonction de la profondeur de sédiment. En haut : mois de mars, en bas : mois de juin, à gauche : Alga, à droite : STARESO.

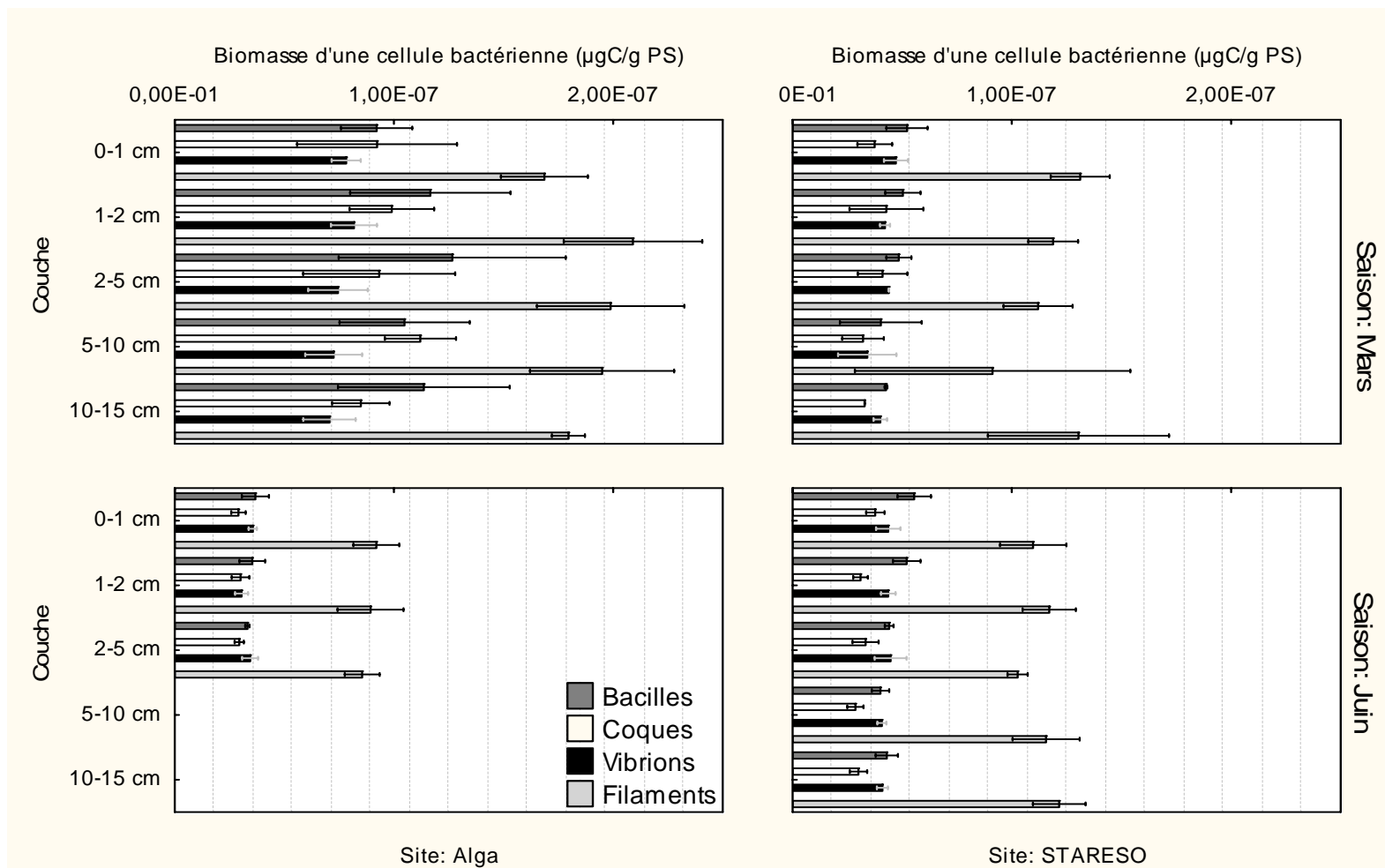


Fig. 14 : Variations de la biomasse d'une cellule pour les différents morphotypes bactériens (bacilles, coques, vibrions et filaments), exprimée en µgC/g PS, en fonction de la profondeur du sédiment. . En haut : mois de mars, en bas : mois de juin, à gauche : Alga, à droite : STARESO. Les bâtonnets représentent les moyennes ± écart-type.

En ce qui concerne la biomasse de chacun des morphotype étudié (Fig. 14), on constate que les bactéries filamenteuses présentent la biomasse la plus élevée. Cela se comprend aisément lorsque l'on sait que ces bactéries peuvent être très longues.

Comme c'était le cas pour la biomasse moyenne d'une bactérie, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence concernant la variation de la biomasse de chaque morphotype avec la profondeur de sédiment. Par contre, en mars, les biomasse des différents morphotypes sont plus élevées ($p = 0,000$) à l'Alga qu'à la STARESO, pour toutes les couches de sédiment à l'exception de la dernière (10-15 cm). En juin, la biomasse des bacilles, vibrios et bactéries filamenteuses est plus élevée ($p < 0,0008$) au niveau de STARESO qu'à l'Alga. La variation saisonnière, quant à elle, n'est pas significative pour la STARESO alors que les différents morphotypes présentent une biomasse plus élevée ($p = 0,0001$) en mars qu'en juin à l'Alga. Finalement, on observe donc une importante différence de biomasse des différents morphotypes à l'Alga, entre les deux saisons.

5.3. Chlorophylle a et phaeopigments

Les variations des concentrations en chlorophylle a et phaeopigments en fonction de la profondeur du sédiment montrent (Fig.15), au mois de juin à l'Alga, une tendance à la diminution de la concentration. Cependant, cette tendance n'est pas significative.

Au mois de mars, les concentrations en pigments sont globalement plus élevées à la STARESO qu'à l'Alga ($p = 0,013$ et $0,0002$ pour la chlorophylle a et les phaeopigments respectivement). Pour les phaeopigments, cette différence est significative pour les couches 2-5 cm et 5-10 cm. En juin, par contre, seules les concentrations en chlorophylle a varient significativement ($p = 0,002$) et sont plus élevées à la STARESO qu'à l'Alga. Cette variation est particulièrement marquée pour la couche 1-2 cm.

Concernant les variations saisonnières, celles-ci ne sont significatives qu'à l'Alga ($p = 0,0001$ et $0,0008$ pour la chlorophylle a et les phaeopigments, respectivement), où la concentration est plus élevée en juin qu'en mars.

En plus des variations présentées, on constate que les concentrations en phaeopigments sont, pour tous les sites, toutes les saisons et toutes les couches, relativement élevées par rapport à la concentration en chlorophylle a. Cela montre une forte teneur en végétaux en décomposition dans le sédiment des herbiers par rapport aux végétaux vivants.

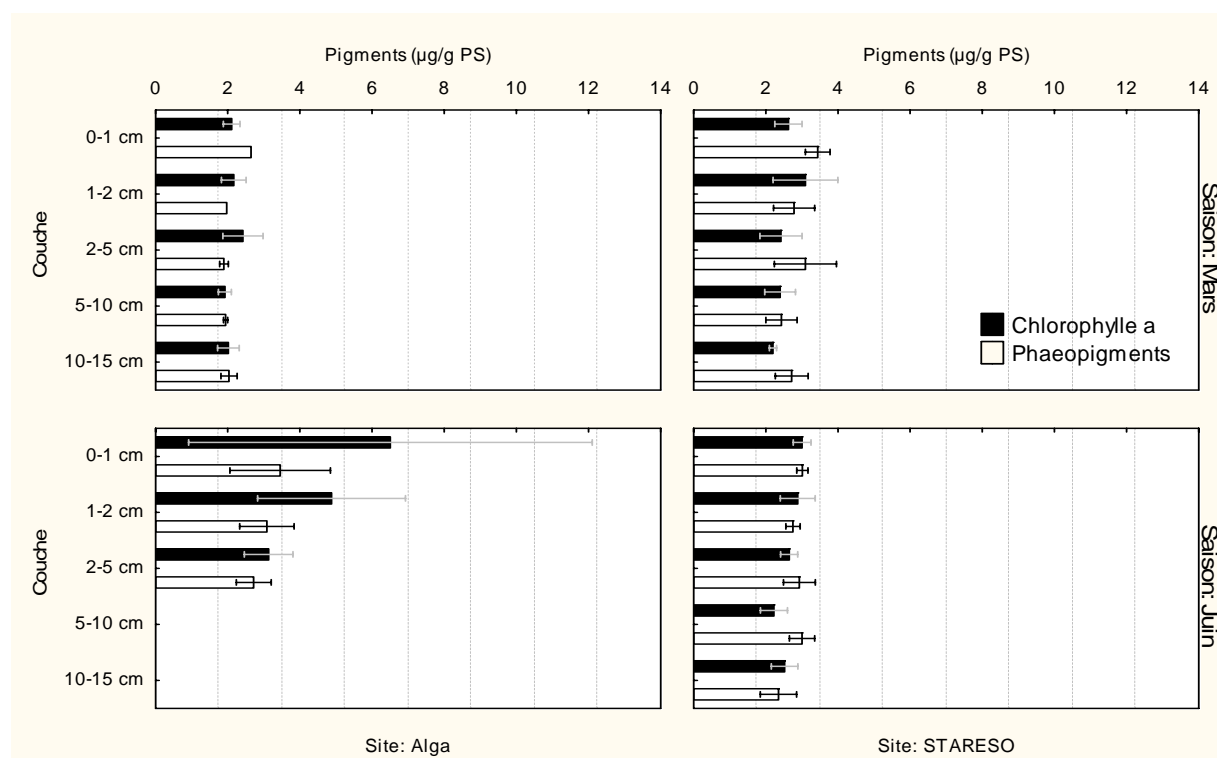


Fig. 15 : Variations des concentrations en chlorophylle a et phaeopigments ($\mu\text{g/g PS}$) en fonction de la profondeur de sédiment. En haut : mois de mars, en bas : mois de juin, à gauche : Alga, à droite : STARESO.

5.4. Microphytobenthos

La biomasse du microphytobenthos (Fig.16) montre des variations semblables à celles obtenues pour la chlorophylle a. Cela est normal, étant donné que cette biomasse est calculée à partir des concentrations en chlorophylle a. Ainsi, dans le cas du microphytobenthos, une légère tendance à la diminution de la biomasse avec la profondeur de sédiment est visible sur les graphes en juin, à l'Alga mais également aux deux saisons pour le site STARESO. Cependant, cette tendance n'est pas significative.

Cette concentration en microphytobenthos varie entre les deux sites pour les deux saisons ($p = 0,013$ et $0,002$ en mars et juin, respectivement). Elle est plus élevée à la STARESO qu'à l'Alga pour le mois de mars mais plus élevée à l'Alga qu'à la STARESO en juin, ce qui est l'inverse des observations réalisées sur les bactéries.

Par contre, aucune variation saisonnière significative ne se marque à la STARESO alors que l'on observe des valeurs plus haute ($p = 0,0001$) en juin qu'en mars à l'Alga. Cette variation est visible principalement dans les deux premiers centimètres du sédiment.

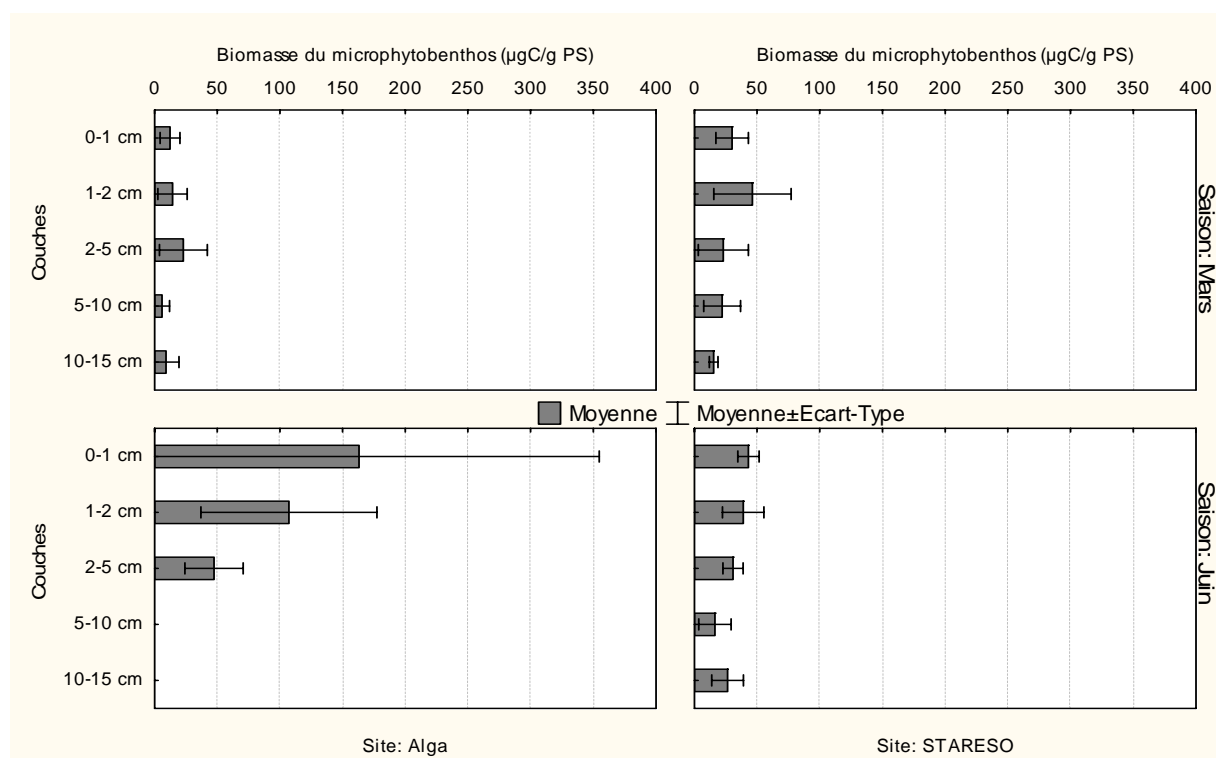


Fig.16 : Variations de la biomasse du microphytobenthos ($\mu\text{gC/g PS}$) en fonction de la profondeur de sédiment. En haut : mois de mars, en bas : mois de juin, à gauche : Alga, à droite : STARESO.

5.5. Corrélations

Il n'est pas possible de mettre en évidence des corrélations en considérant les variables d'une manière globale. Cependant, certaines liaisons entre variables ont pu être mises en évidence à l'Alga.

Ainsi, on observe une corrélation négative ($r = -0,80$) entre la biomasse de la matière organique et la biomasse d'une cellule bactérienne (Fig. 17). Cela signifie que lorsque l'on a plus de matière organique dans un écosystème, la biomasse moyenne d'une cellule bactérienne a tendance à diminuer.

La biomasse de matière organique est également corrélée avec la concentration en phaeopigments (Fig. 18 ; $p = 0,0177$). Ainsi lorsque la biomasse de la matière organique augmente, la concentration en phaeopigments augmente également.

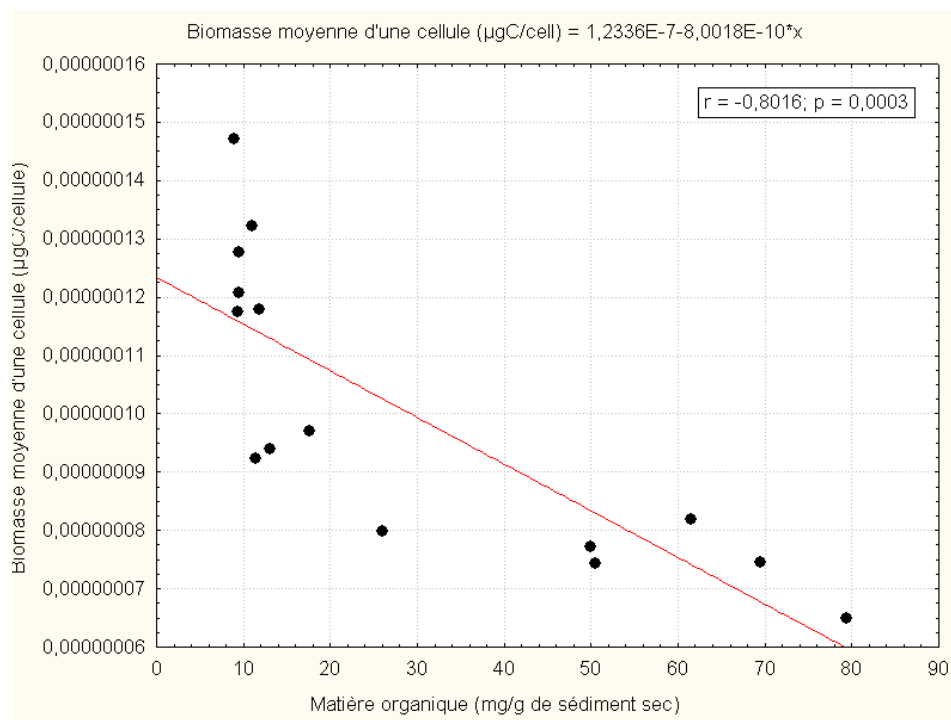


Fig. 17: Corrélation entre la biomasse de la matière organique (mg/g PS) et la biomasse d'une bactérie ($\mu\text{gC/g}$ PS). Au-dessus du graphe se trouve l'équation de la régression. R est le coefficient de corrélation et $p < 0,05$, ce qui signifie que cette corrélation est significative.

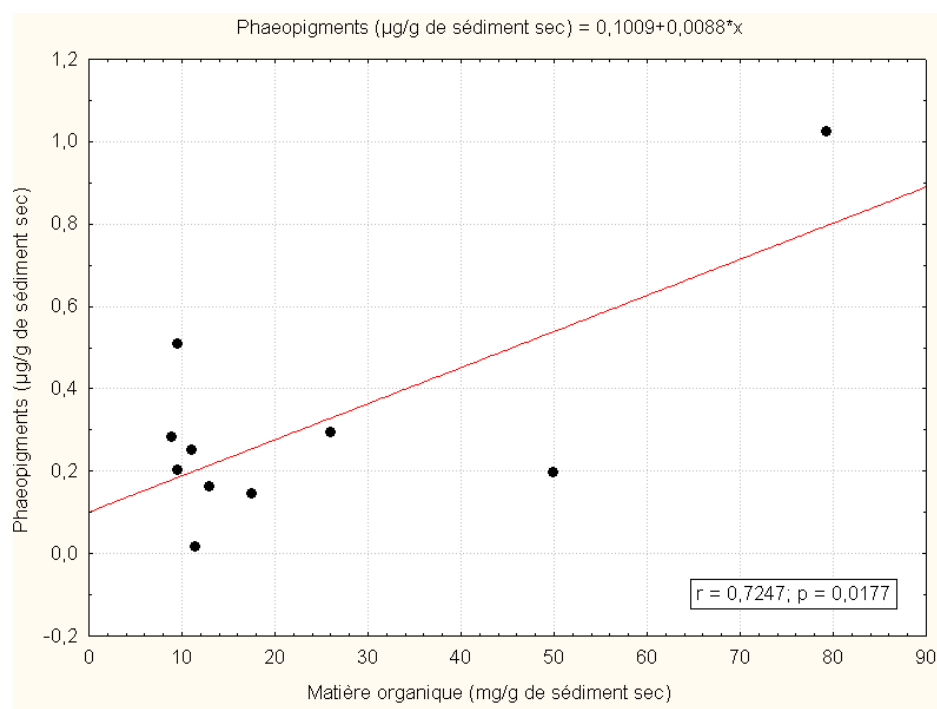


Fig. 18 : Corrélation entre la biomasse de la matière organique (mg/g PS) et concentration en phaeopigments ($\mu\text{g/g}$ PS). Au-dessus du graphe se trouve l'équation de la régression. R est le coefficient de corrélation et $p < 0,05$, ce qui signifie que cette corrélation est significative.

En ce qui concerne le mois de juin, à l'Alga, on observe des corrélations positives entre la MO et l'abondance bactérienne (Fig. 19), ainsi qu'entre la MO et la biomasse totale des bactéries et enfin entre le microphytobenthos et les phaeopigments (Fig. 20). Cela signifie que ces variables évoluent dans le même sens.

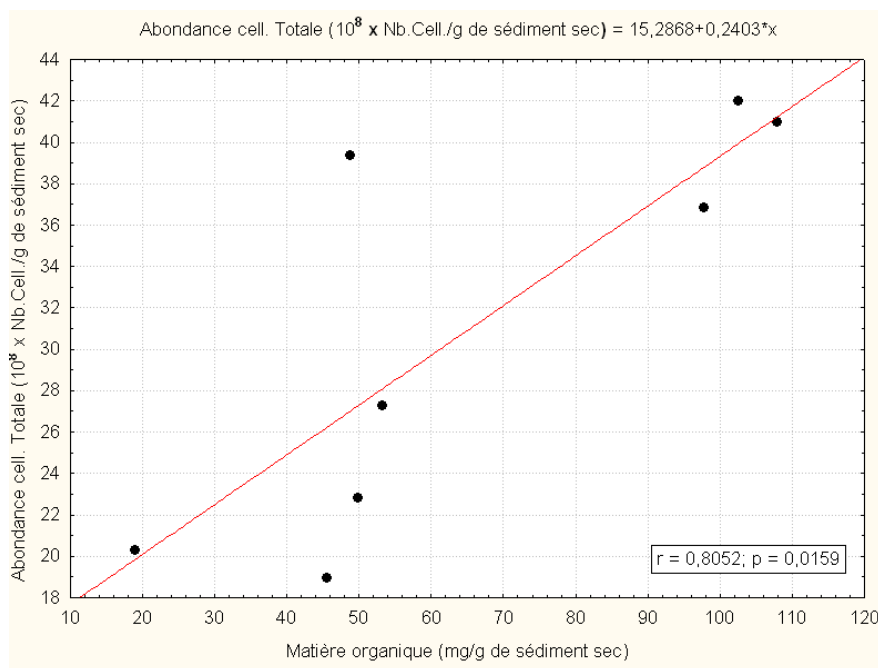


Fig. 19 : Corrélation entre la biomasse de la matière organique (mg/g PS) et l'abondance bactérienne ($\times 10^8$ cellules/g PS). Au-dessus du graphe se trouve l'équation de la régression. R est le coefficient de corrélation et $p < 0,05$, ce qui signifie que cette corrélation est significative.

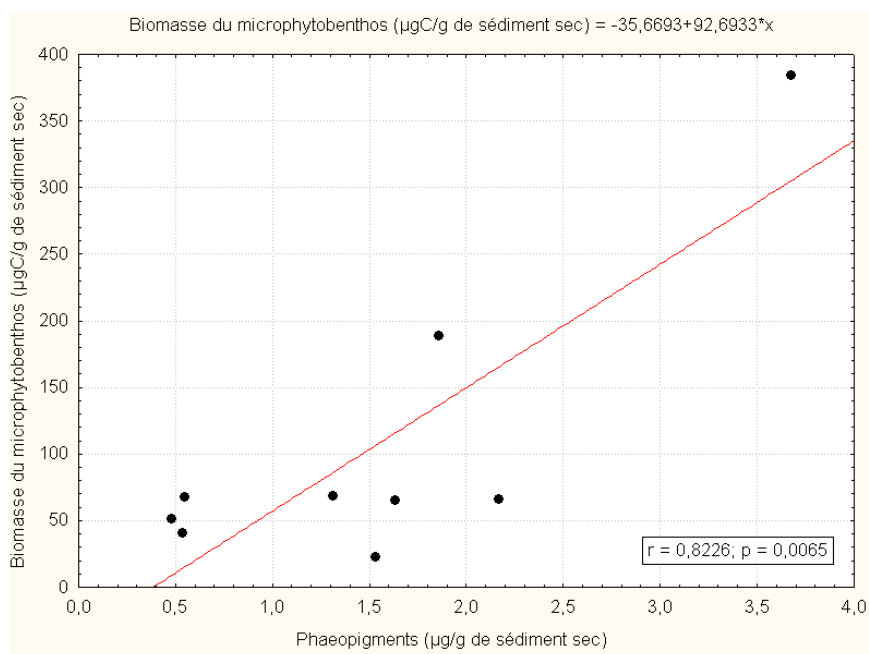


Fig. 20 : Corrélation entre la concentration en phaeopigments (mg/g PS) et la biomasse du microphytobenthos ($\mu\text{gC/g PS}$). Au-dessus du graphe se trouve l'équation de la régression. R est le coefficient de corrélation et $p < 0,05$, ce qui signifie que cette corrélation est significative.

6. Discussion

Les valeurs observées, pour tous les paramètres envisagés, correspondent aux ordres de grandeur rencontrés dans la littérature, pour des sédiments méditerranéens, et plus particulièrement des herbiers de posidonies (Plante, *et al.*, 1986; Danovaro, *et al.*, 1994; Fabiano & Danovaro, 1994; Danovaro, 1996; Canon *et al.*, 1998; Šestanović, *et al.*, 2005). Les différentes parties abordées dans cette discussion sont les variations en fonction de la profondeur, des sites et des saisons. La dernière partie traitera des effets des observations réalisées dans cette étude sur le calcul de l'exergie.

6.1. Distribution des différentes variables en fonction de la profondeur de sédiment

Aucune variation significative n'a pu être mise en évidence entre les différentes profondeurs de sédiment, pour aucune des variables envisagées. Ces résultats sont quelque peu difficiles à interpréter pour un herbier de posidonies, car peu d'études prennent en compte la distribution verticale de ces variables. Cependant, certaines différences ont été mises en évidence par Fabiano & Danovaro (1994), pour des sédiments provenant d'une zone située face à un estuaire. A cet endroit, la matière organique, le nombre total de bactéries, la concentration en chlorophylle a et la concentration en phaeopigments, diminuent avec la profondeur. Pourtant, ici, une tendance non significative à l'augmentation de la quantité de matière organique et du nombre de bactéries avec la profondeur a été observée, au niveau de la STARESO, pour les deux saisons. Cette tendance est expliquée par la quantité importante de matte observée en profondeur dans les carottes, ce qui provoque une augmentation de la teneur en matière organique des échantillons par rapport à la quantité de sédiment. Le nombre de bactéries présentes dans le sédiment dépendant de la quantité et de la qualité de la matière organique, la tendance observée ne semble pas aberrante (Fabiano & Danovaro, 1994; Danovaro, 1996; Dell'Anno, *et al.*, 2002; Šestanović, *et al.*, 2005).

Pour ce qui est du site de l'Alga, une tendance non significative à la diminution de matière organique est observée en mars, sauf pour la dernière couche. Cette différence de la couche 10-15 cm par rapport à la distribution signalée par Fabiano & Danovaro (1994) est, elle aussi, due à une présence importante de matte à cette profondeur. Etonnement, le profil vertical d'abondance des bactéries ne suit pas, ici, celui de la matière organique et ne présente pas de

tendance globale. Cette différence est probablement due à des variations de qualité de la matière organique avec la profondeur (Meyer-Reil, 1983; Fabiano, *et al.*, 1995).

Plante *et al.* (1986) ont mis, quant à eux, en évidence que la distribution verticale de la chlorophylle *a* et des phaeopigments varie suivant les conditions climatiques, avec malgré tout, une tendance à la diminution des concentrations en fonction de la profondeur de sédiment. Ainsi, après une journée venteuse ou de tempête, ayant entraîné un mélange du sédiment ainsi que sa remise en suspension, ils observent un déclin relativement faible des concentrations en chlorophylle *a* avec la profondeur. Par contre, lors des périodes calmes ou de stratification de la colonne d'eau, ils signalent des concentrations élevées en surface et une décroissance avec la profondeur. Dans les couches profondes, des concentrations en produits de dégradations plus élevées, et donc en phaeopigments, sont alors observées. Cela concorde avec les observations de Fabiano & Danovaro (1994).

Dans les résultats présentés ici, la concentration en pigments ne varie pas significativement en fonction de la profondeur de sédiment, même si une très légère tendance à la diminution semble se dessiner à la STARESO et en juin à l'Alga. Dès lors, cette absence de variation peut être attribuée à la présence d'un sédiment mélangé aux deux sites et aux deux périodes de prélèvements. Ce même phénomène peut également expliquer l'absence de variation verticale des autres paramètres. Cependant, si cette explication semble acceptable pour le mois de mars, où le climat est moins favorable, et à l'Alga, où la présence de la rivière de retour modifie l'hydrodynamisme, elle est peu probable pour le mois de juin et à la STARESO. En effet, les observations qualitatives réalisées par rapport à l'oxygénation du sédiment (Tableau 2), suggèrent une stratification de ce dernier, à la STARESO, au moins pour le mois de juin (60 % des échantillons présentant des zones anoxiques).

Tableau 2 : Pourcentage d'échantillons riches en matie et de ceux présentant une anoxie, en fonction du site et de la saison.

Site	Saison	Echantillons avec matie (%)	Echantillons présentant une anoxie (%)
Alga	Mars	46,67	0
Alga	Juin	88,89	0
Maddy	Mars	53,33	26,67
Maddy	Juin	73,33	60

Ainsi, pour ces prélèvements, une autre hypothèse peut être avancée. Elle concerne les variations à micro-échelles. En effet, ce type de variations, bien connu au niveau des herbiers à *P. oceanica*, peut expliquer la taille des écart-types observés sur les graphes (Plante, *et al.*, 1986; Gobert, *et al.*, 2003). Ceux-ci constitueraient ainsi une mesure de la variation à micro-échelle spatiale du sédiment des herbiers, entraînant des valeurs différentes d'une carotte à l'autre. Dans ce cas, utiliser la moyenne de trois carottes pour effectuer des comparaisons, gomme les effets de cette variation et donne des valeurs plus correctes pour des études écosystémologiques.

6.2. Variations entre sites et entre saisons

Plusieurs différences significatives ont pu être mises en évidence entre les deux sites étudiés et entre les deux saisons.

6.2.1. Concentration en matière organique

En ce qui concerne la matière organique, l'absence de variation significative entre sites en mars est peut-être le signe du début du bloom de phytoplancton qui se produirait au même moment dans les deux sites. Cependant, on n'observe pas, quel que soit le site considéré, des concentrations en matière organique plus hautes en mars qu'en juin, phénomène caractéristique du bloom (Meyer-Reil, 1983; Danovaro, *et al.*, 1994; Fabiano, *et al.*, 1995), ce qui paraît un peu étrange. Au contraire, les concentrations en matière organique mesurées sont plus élevées en juin qu'en mars, à l'Alga. En fait, il est possible que l'effet du bloom se fasse quand même ressentir en mars mais qu'un autre phénomène vienne supplanter celui-ci en quantité de matière organique apportée au mois de juin. L'augmentation de la fréquentation de la plage de l'Alga à cette période pourrait peut-être produire ce genre de phénomène par apport anthropique (Dell'Anno, *et al.*, 2002). Cependant, l'explication la plus simple et la plus plausible se base sur les contenus en matière des carottes (Tableau 2). Pour le mois de juin, les carottes prélevées à l'Alga étaient courtes et très riches en matière, par rapport à celles prélevées à la STARESO. Ainsi, comme signalé au point précédent, cette quantité importante de matière provoque une augmentation du rapport des masses de matière organique et de sédiment. En plus de ces variations d'ordre spatial, la variation saisonnière observée à l'Alga peut aussi s'expliquer par le même phénomène.

6.2.2. Abondance et biomasse bactériennes

Les coques et les bacilles sont les morphotypes les plus abondants au niveau des sédiments étudiés, ce qui correspond à ce que l'on observe au niveau de la colonne d'eau surplombant l'herbier de la Baie de Calvi (Velimirov & Walenta-Simon, 1992). Dès lors, ce sont ces morphotypes qui vont influencer les variations des paramètres bactériens dans cette étude. Comme les abondances relatives des différents morphotypes ne présentent pas de différences entre sites et entre saisons, les paramètres bactériens seront envisagés de manière globale dans cette discussion.

Ainsi, le nombre et la biomasse des communautés bactériennes étudiées suivent des variations classiques. En effet, ces paramètres des communautés bactériennes sont plus élevés en juin qu'en mars suite à la variation de température de l'eau, et donc de celle du sédiment, qui devient plus favorable au développement bactérien (Danovaro, *et al.*, 1994; Fabiano & Danovaro, 1994).

Pourtant, une situation surprenante au premier abord a été mise en évidence. Alors que l'on pourrait s'attendre à ce que la biomasse des bactéries suive la variation de l'abondance, des différences saisonnières antagonistes entre sites ont été observées. En effet, en mars, les nombres de bactéries sont plus importants à la STARESO qu'à l'Alga, alors que les biomasses sont plus élevées à ce dernier endroit. En juin, par contre, il n'existe aucune différence générale significative entre sites, concernant le nombre de bactéries, alors que la biomasse est plus élevée à la STARESO. En fait, ces différences peuvent facilement être expliquées par la variation de taille, et donc de biomasse des bactéries à l'Alga. En effet, celles-ci y sont particulièrement grosses en mars et beaucoup plus petites en juin. De plus, en mars, les morphotypes pour lesquels la différence de taille est la plus marquée sont les morphotypes les plus abondants, c.-à-d. les bacilles et les coques (environ 85 % des bactéries du sédiment des herbiers). Cette variation saisonnière de la biomasse bactérienne à l'Alga peut avoir plusieurs explications. La première concerne la composition et la quantité de la matière organique. Celle-ci, est corrélée positivement avec l'abondance et la biomasse bactériennes pour ce site, en juin, ce qui montre bien, comme cela a été prouvé par divers auteurs (Meyer-Reil, 1983; Albertelli, *et al.*, 1999; Šestanović, *et al.*, 2005), que cette variable est un des facteurs dominants qui affecte le développement des bactéries. Ainsi, toute modification de la qualité et de la quantité de matière organique affecte les communautés bactériennes. Dès lors, en période de bloom algal comme c'est souvent le cas en mars pour la Méditerranée, la matière organique du sédiment, et donc les bactéries que l'on y trouve,

varient. Si l'on émet l'hypothèse que les prélèvements de mars correspondent à une période de bloom, la biomasse importante des cellules bactériennes à l'Alga peut être expliquée. En effet, une augmentation des apports en matière organiques entraîne une augmentation de la biomasse des cellules puisque celle-ci ne sont plus limitées en nourriture (Meyer-Reil, 1983; Velimirov & Walenta-Simon, 1992; Danovaro, *et al.*, 1994; Šestanović, *et al.*, 2005). Cependant, comme signalé précédemment, la quantité de matière organique n'est pas plus importante en mars qu'en juin à l'Alga, au contraire. D'ailleurs, une corrélation négative entre la quantité de matière organique et la biomasse moyenne d'une cellule bactérienne est observée. Malgré tout, d'une saison à l'autre, la qualité de la matière organique peut changer. Ainsi, elle serait de meilleure qualité nutritive pour les bactéries en mars (phytoplancton) qu'en juin (MO d'origine anthropique), ce qui favoriserait leur croissance. De plus, il a été montré que la stratification du sédiment qui se met en place lors de la stratification de la colonne d'eau est défavorable à la circulation de substances nutritives dans le sédiment, ce qui donne des bactéries de petite taille, comme cela se produit en juin à l'Alga (Meyer-Reil, 1983; Danovaro, *et al.*, 1994; Danovaro, 1996; Albertelli, *et al.*, 1999). A cette saison, la matière organique est corrélée positivement avec le nombre de bactéries et leur biomasse.

La deuxième hypothèse quant à la variation de taille des cellules bactériennes à l'Alga concerne la sélection de certaines tailles de cellule suite à la pression de broutage par les organismes de la méiofaune. En effet, en mars, la pression de prédation sur les bactéries est faible car les organismes de la méiofaune brouteurs de bactéries (Protozoaires, Flagellés, Polychaetes,...) n'ont pas encore commencé à se développer, ce qui permet la survie de bactéries de taille relativement importante. Par contre, au printemps, la quantité de ces brouteurs de bactérie augmente (Danovaro, *et al.*, 1994; Albertelli, *et al.*, 1999; Hahn & Höfle, 2001). Cela a pour effet de contrôler l'abondance des effectifs et de sélectionner certaines classes de taille, les brouteurs se nourrissant d'abord des bactéries de taille moyenne à grande. Dès lors, en juin, des bactéries beaucoup plus petites sont observées à la plage de l'Alga.

Enfin, une dernière hypothèse a été avancée pour expliquer la petitesse des bactéries présentes à l'Alga en juin. En effet, en Baie de Calvi, il a été démontré que la taille des cellules se réduit lorsque l'abondance augmente (Canon, *et al.*, 1998). Cependant, ce phénomène n'a pu être mis en évidence pour le site STARESO, situé lui aussi en Baie de Calvi, ce qui met un peu à mal cette hypothèse.

Il faut également signaler que les variations saisonnières observées au niveau des bactéries pour l'Alga sont les mêmes que celles mises en évidence par Meyer-Reil (1983), pour la mer Baltique, et ne correspondent pas ou peu à celles observées en Méditerranée, alors que la station STARESO réagit normalement (Meyer-Reil, 1983; Danovaro, *et al.*, 1994). De plus amples investigations devront être menées pour tenter de comprendre cette différence entre sites.

6.2.3. Concentration en pigments

Les paramètres pigmentaires, quant à eux, montrent des variations entre sites et entre saisons. Pour ce qui est de la variation entre sites, les valeurs obtenues montrent que, en mars, la STARESO présente plus de diatomées au niveau de son sédiment que l'Alga, alors que l'inverse est observé en juin. En fait, ces valeurs de pigments et de microphytobenthos suivent les valeurs de matière organique (corrélation entre la MO et les phaeopigments). Or, les concentrations en chlorophylle a et microphytobenthos augmentent avec l'enrichissement en nutriments (La Rosa, *et al.*, 2001; Dell'Anno, *et al.*, 2002). Cela suggérerait un apport en nutriments plus important à la STARESO en mars par rapport à l'Alga et l'inverse au mois de juin. Ceci qui paraît un peu surprenant puisque la fréquentation de la STARESO augmente justement en mai-juin. D'un autre côté, la plage de l'Alga commence elle aussi à être fréquentée de manière plus importante à cette période. Ces résultats tendraient donc à montrer des apports anthropiques plus importants à l'Alga qu'à la STARESO au mois de juin. Cette hypothèse est également soutenue par l'examen des variations saisonnières.

A cet effet anthropique possible, il faut aussi ajouter la variation normale du cycle annuel de ces paramètres. En effet, la chlorophylle a et le microphytobenthos présentent chacun un pic d'abondance en juin, ce qui correspond aux observations réalisées à l'Alga (Danovaro, *et al.*, 1994).

Les phaeopigments, quant à eux, suivent la distribution de la chlorophylle a, mais, comme signalé dans les résultats, les concentrations observées sont très élevées. Cela signifie que le sédiment des herbiers à *P. oceanica* est riche en matière végétale en décomposition. Celle-ci provient probablement du microphytobenthos et du plancton, mais aussi des feuilles de posidonie tombées sur le fond ainsi que des épiphytes végétaux qui y sont associées (Plante, *et al.*, 1986; Danovaro, *et al.*, 1994; Fabiano & Danovaro, 1994). De plus, la concentration en phaeopigments est corrélée positivement avec la quantité de matière organique. Cela est

logique puisque ces pigments donnent des informations sur la quantité de matière en décomposition. Cette matière organique plus labile sera dégradée facilement par les bactéries et reminéralisée plus rapidement (Fabiano, *et al.*, 1995).

La corrélation positive observée entre le microphytobenthos et les phaeopigments pour l'Alga en juin, peut peut-être s'expliquer par une inactivité des cellules du microphytobenthos à cette station et à cette saison ou par une dégradation importante et rapide de ces cellules du microphytobenthos, plus labiles que la matière végétale produite par la *P. oceanica* (Fabiano & Danovaro, 1994).

6.3. Effets des variations spatiales et saisonnières des différents paramètres sur le calcul de l'exergie

Comme des variations entre sites et entre saisons ont pu être mises en évidence, on peut supposer que le calcul de l'exergie fournira des valeurs différentes également. L'exergie n'a cependant pas été calculée dans cette étude en raison de l'absence de résultats relatifs à la méiofaune, second facteur en termes d'importance théorique dans le calcul de l'exergie (Vassallo, *et al.*, 2005). En effet, les autres facteurs mesurés ici (MO, bactéries, microphytobenthos) seront multipliés, pour chaque site et chaque saison, par le même facteur de pondération. Cela revient au même résultat que si on se contentait d'additionner les biomasses des différentes parties de la boucle microbenthique les unes aux autres. Ceci limite l'intérêt de la méthode, même si la quantité de matière organique présente dans le système est le facteur primordial dans l'explication de l'exergie (Fabiano, *et al.*, 2004; Vassallo, *et al.*, 2005).

Par contre des hypothèses peuvent être formulées quant aux résultats qui seraient obtenus par site et par saison. Ainsi, pour ce qui est de la variabilité entre site, un indice d'exergie plus faible à l'Alga qu'à la STARESO serait attendu en mars (Tableau 3), mais plus élevé à l'Alga en juin. Cela ferait suite à l'enrichissement du site STARESO dû à l'augmentation de fréquentation à cette période. Par contre, cela ne correspond plus alors à l'hypothèse d'un enrichissement en matière organique à la plage de l'Alga en juin, comme suggéré plus haut. En fait, pour la plage de l'Alga, des valeurs bizarres ont été mises en évidence ce qui montre la particularité de ce site. De plus, il semblerait que la quantité importante de matie dans le

sédiment de cette station affecte le calcul des différents paramètres. Pour ce site, il faudrait disposer de valeurs de méiofaune pour tirer de plus véritables conclusions.

Pour ce qui est de la variation saisonnière au même site (Tableau 4), la même tendance est observée pour les deux stations. Cela signifie que l'indice d'exergie, calculé en mars, serait plus faible que l'indice calculé en juin. Cette constatation est normale, connaissant l'effet de la température sur la biomasse bactérienne (Danovaro, *et al.*, 1994; Fabiano & Danovaro, 1994). De plus, les valeurs de méiofaune risquent de suivre cette tendance, si l'on se réfère à la littérature (Meyer-Reil, 1983; Albertelli, *et al.*, 1999; Šestanović, *et al.*, 2005).

Evidemment, comme déjà signalé, ce calcul est un peu ridicule sans y introduire la méiofaune. Tous ce qui peut être avancé, suite à ce travail, vis-à-vis du calcul de l'indice d'exergie, est qu'il est sensible à:

- la variation entre sites, ce qui permettra de discriminer la qualité de deux milieux, à condition de comprendre la particularité du site de l'Alga,
- la variation saisonnière, ce qui est plus délicat lorsqu'il s'agit de comparer deux milieux, les prélèvements devant être réalisés à des moments relativement proches afin de supprimer l'influence de cette variabilité.

Tableau 3 : Récapitulatif des différentes biomasses observées intervenant dans le calcul de l'exergie. Estimation de la variation de l'exergie en ne tenant compte que des paramètres de matière organique (MO), biomasse bactérienne et biomasse du microphytobenthos, entre les deux sites, Alga et STARESO, pour les deux saisons envisagées, mars et juin.

Paramètre	Mars		Juin	
	Alga	STARESO	Alga	STARESO
MO ($\beta=1$)	N.S.	N.S.	+	-
Biomasse bactérienne ($\beta=8,5$)	+	-	-	+
Biomasse du microphytobenthos ($\beta=66$)	-	+	+	-
Total	-	+	+	-

Tableau 4 : Récapitulatif des différentes biomasses observées intervenant dans le calcul de l'exergie. Estimation de la variation de l'exergie en ne tenant compte que des paramètres de matière organique (MO), biomasse bactérienne et biomasse du microphytobenthos, pour chaque site, Alga et STARESO, et aux deux saisons envisagées, mars et juin.

Paramètre	Alga		STARESO	
	Mars	Juin	Mars	Juin
MO ($\beta=1$)	-	+	N.S.	N.S.
Biomasse bactérienne ($\beta=8,5$)	+	-	-	+
Biomasse du microphytobenthos ($\beta=66$)	-	+	N.S.	N.S.
Total	-	+	-	+

7. Conclusions

Au cours de ce travail, diverses variations ont été mises en évidence concernant le compartiment sédimentaire des herbiers à *P. oceanica*.

En ce qui concerne les variations des contenus en matières organiques, l'influence de la quantité de matte a été mise en évidence. En effet, les quantités importantes présentes dans les sédiments de l'Alga au mois de juin sont très probablement responsables de la variabilité saisonnière observée pour ce site, ainsi que de la variabilité entre sites pour cette saison.

Pour les paramètres bactériens, une variation saisonnière attendue a été démontrée, due très probablement à l'influence de la température.

Par contre, de nouveau à l'Alga, une différence de taille des bactéries entre les deux saisons a été mise en évidence. Celle-ci est probablement due à un effet de la prédation par les organismes de la méiofaune mais il n'existera aucune certitude vis-à-vis de ce phénomène tant que la quantification de la méiofaune n'aura pas eu lieu.

Le microphytobenthos, quant à lui, suit la matière organique et donc, comme signalé plu haut, est probablement affecté par la présence importante de la matte à l'Alga, en juin.

Finalement, par rapport à l'objectif de ce travail qui était de caractériser les variations du calcul de l'exergie, les conclusions suivantes peuvent être avancées, malgré l'absence de résultats pour le paramètre meiofaune. Ainsi, la mesure de trois des quatre parties de la boucle microbenthique permet de distinguer une différence entre sites. En effet, le site STARESO présenterait une exergie plus faible que le site de l'Alga en juin, signal de l'apport anthropique dû à l'augmentation de fréquentation de la station à cette période. Cependant, cette variation est peut-être artificielle et dirigée par, de nouveau, l'importance du contenu en matte à l'Alga.

Par contre, sur le plan saisonnier, la même variation est observée pour les deux sites, ce qui montre l'importance de la période de prélèvement sur ce calcul, deux échantillons prélevés à des saisons différentes ne pouvant être comparés.

Evidemment, ces conclusions vis-à-vis de l'exergie demandent un approfondissement et des conclusions plus précises ne pourront être tirées que lorsque les protocoles d'extraction de la méiofaune seront au point.

Bibliographie

- Albertelli, G., Covazzi-Harriague, A., Danovaro, R., Fabiano, M., Frascchetti, S. and Pusceddu, A., 1999.** Differential responses of bacteria, meiofauna and macrofauna in a shelf area (Ligurian Sea, NW Mediterranean): role of food availability. *Journal of Sea Research*, 42: 11-26.
- Austoni, M., Giordani, G., Viaroli, P. and Zaldivar, J. M., 2007.** Application of specific exergy to macrophytes as an integrated index of environmental quality for coastal lagoons. *Ecological Indicators*, 7: 229-238.
- Balestri, E., Benedetti-Cecchi, L. and Lardicci, C., 2004.** Variability in patterns of growth and morphology of *Posidonia oceanica* exposed to urban and industrial wastes: contrasts with two reference locations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 308: 1-21.
- Bay, D., 1984.** A field study of the growth dynamics and productivity of *Posidonia oceanica* (L.) Delile in Calvi Bay. *Aquatic Botany*, 20: 43-64.
- Boudouresque, C. F. and Meneisz, A., 1982.** Découverte de l'herbier de posidonie. *Cahier du Parc National de Port-Cros*, 1-80 pp.
- Boudouresque, C. F., Bernard, G., Bonhomme, P., Charbonnel, E., Diviacco, G., Meneisz, A., Pergent, G., Pergent-Martini, C., Ruitton, S. and Tunesi, L., 2006.** Préservation et conservation des herbiers à *Posidonia oceanica*. *RAMOGE pub.*, 202 pp.
- Cancemi, G., De Falco, G. and Pergent, G., 2000.** Impact of a fish farming facilities on a *Posidonia oceanica* meadow. *Biologia Marina Mediterranea*, 7 (2): 341-344.
- Canon, C., Frankignoulle, M., Windeshausen, F. and Delille, D., 1998.** Short term variations of bacterial communities associated with a Mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass bed. *Vie Milieu*, 48 (4): 321-329.
- Cinelli, F., Pardi, G. and Papi, I., 1995.** Plant biology. In: (eds.), *La Posidonia oceanica*, a contribution to the preservation of a major Mediterranean marine ecosystem, *Revista Marittima*, 21-24.
- Danovaro, R., Fabiano, M. and Boyer, M., 1994.** Seasonal changes of benthic bacteria in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the Ligurian Sea in relation to origin, composition and fate of the sediment organic matter. *Marine Biology*, 119: 489-500.
- Danovaro, R., 1996.** Detritus-bacteria-meiofauna interactions in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the NW Mediterranean. *Marine Biology*, 127: 1-13.

- De Falco, G., Ferrari, S., Cancemi, G. and Baroli, M., 2000.** Relationship between sediment distribution and *Posidonia oceanica* seagrass. *Geo-Marine Letters*, 20 (1): 50-57.
- De Jonge, V. N., 1980.** Fluctuations in the organic carbon to chlorophyll a ratio for estuarine benthic diatom population. *Marine Ecology Progress Series*, 2: 345-352.
- De Wit, R., 2005.** Do all ecosystems maximise their distance with respect to thermodynamic equilibrium? A comment on the "Ecological Law of Thermodynamics" (ELT), proposed by Sven Erik Jørgensen. *Scientia Marina*, 69 (3): 427-434.
- Delgado, O., Ruiz, J., Pérez, M., Romero, J. and Ballesteros, E., 1999.** Effects of fish farming on seagrass (*Posidonia oceanica*) in a Mediterranean bay: seagrass decline after organic loading cessation. *Oceanologica Acta*, 22 (1): 109-117.
- Dell'Anno, A., Mei, M. L., Pusceddu, A. and Danovaro, R., 2002.** Assessing the trophic state and eutrophication of coastal marine systems: a new approach based on the biochemical composition of sediment organic matter. *Marine Pollution Bulletin*, 44: 611-622.
- Den Hartog, C., 1970.** The sea-grasses of the World. *North Holland Publishing, The Netherlands*: 275 pp.
- Duarte, C. M., 2002.** The future of seagrass meadows. *Environmental Conservation*, 29 (2): 192-206.
- Dyc, C., 2006.** Utilisation de *Posidonia oceanica* (L.) Delile comme bioindicateur: Etude d'une zone utilisée comme site d'ancrage en Baie de Calvi, Corse. *Mémoire de Licence en Biologie animale, Université de Liège*: 51 pp.
- Fabiano, M. and Danovaro, R., 1994.** Composition of organic matter in sediments facing a river estuary (Tyrrhenian Sea): relationships with bacteria and microphytobenthic biomass. *Hydrobiologia*, 277: 71-84.
- Fabiano, M., Danovaro, R. and Fraschetti, S., 1995.** A three-year time series of elemental and biochemical composition of organic matter in subtidal sandy sediments of the Ligurian Sea (northwestern Mediterranean). *Continental Shelf Research*, 15 (11/12): 1453-1469.
- Fabiano, M., Vassallo, P., Vezzulli, L., Salvo, V. S. and Marques, J. C., 2004.** Temporal and spatial change of exergy and ascendancy in different benthic marine ecosystems. *Energy*, 29: 1697-1712.
- Fernández-Torquemada, Y. and Sánchez-Lizaso, J. L., 2005.** Effects of salinity on leaf growth and survival of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 320: 57-63.
- Fischer, U. R. and Velimirov, B., 2000.** Comparative study of the abundance of various bacterial morphotypes in an eutrophic freshwater environment determined by AODC and TEM. *Journal of Microbiological Methods*, 39 (3): 213-224.

- Gobert, S., Kyramarios, M., Lepoint, G., Pergent-Martini, C. and Bouquegneau, J. M., 2003.** Variations à différentes échelles spatiales de l'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile: effets sur les paramètres physico-chimiques du sédiment. *Oceanologica Acta*, 26: 199-207.
- Gobert, S., Cambridge, M. L., Velimirov, B., Pergent, G., Lepoint, G., Bouquegneau, J. M., Dauby, P., Pergent-Martini, C. and Walker, D. I., 2005.** Biology of *Posidonia*. In: Larkum, A. W. D., Orth, J. and Duarte, C. M. (eds.), *Seagrass Biology*, Springer, The Netherlands: 387-408.
- Guidetti, P., 2001.** Detecting environmental impacts on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile: the use of reconstructive methods in combination with 'beyond BACI' designs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 260 (1): 27-39.
- Gundersen, K., Bratbak, G. and Heldal, M., 1996.** Factors influencing the loss of bacteria in preserved seawater samples. *Marine Ecology-Progress Series*, 137 (1-3): 305-310.
- Hahn, M. W. and Höfle, M. G., 2001.** Grazing of protozoa and its effect on populations of aquatic bacteria. *FEMS Microbiology Ecology*, 35: 113-121.
- Higgins, R. P. and Thiel, H., 1988.** Introduction to the study of meiofauna. *Smithsonian Institution Press, London*: 488 pp.
- Hobbie, J. E., Daley, R. J. and Jasper, S., 1977.** Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Applied and Environmental Microbiology*, 33 (5): 1225-1228.
- Jørgensen, S. E. and Mejer, H., 1979.** A holistic approach to ecological modelling. *Ecological Modelling*, 7 (3): 169-189.
- Jørgensen, S. E., Nielsen, S. N. and Mejer, H., 1995.** Emergy, environ, exergy and ecological modelling. *Ecological Modelling*, 77: 99-109.
- Jørgensen, S. E., Lützhøft, H. C. and Sørensen, B. H., 1998.** Development of a model for environmental risk assessment of growth promoters. *Ecological Modelling*, 107: 63-72.
- Jørgensen, S. E., 2000.** Exergy of a isolated living system may increase. In: S., U., M.T., B., M., G., R.A., H. and K., M. (eds.), *Advances in Energy Studies, Porto Venere, Italy 23/27 May 2000*, SGEEditoriali: 573-578.
- Jørgensen, S. E. and Fath, B. D., 2004.** Application of thermodynamic principles in ecology. *Ecological Complexity*, 1: 267-280.
- Jørgensen, S. E. and Svirezhev, Y. M., 2004.** Towards a thermodynamic theory for ecological systems. *Elsevier, Oxford, UK*: 366 pp.
- Jørgensen, S. E., Costanza, R. and Xu, F. L., 2005a.** Handbook of ecological indicators for assessment of ecosystem health. *CRC Press, Florida*: 439 pp.
- Jørgensen, S. E., Ladegaard, N., Debeljak, M. and Marques, J. C., 2005b.** Calculations of exergy for organisms. *Ecological Modelling*, 185: 165-175.

- Jørgensen, S. E., 2006.** Application of holistic thermodynamic indicators. *Ecological Indicators*, 6: 24-29.
- Jørgensen, S. E. and Fath, B. D., 2006.** Examination of ecological networks. *Ecological Modelling*, 196: 283-288.
- Jørgensen, S. E., 2007.** Description of aquatic ecosystem's development by eco-exergy and exergy destruction. *Ecological Modelling*, 204 (1-2): 22-28.
- Jørgensen, S. E. and Nielsen, S. N., 2007.** Application of exergy as thermodynamic indicator in ecology. *Energy*, 32: 673-685.
- La Rosa, T., Mirto, S., Mazzola, A. and Danovaro, R., 2001.** Differential responses of benthic microbes and meiofauna to fish-farm disturbance in coastal sediments. *Environmental Pollution*, 112: 427-434.
- Lampadariou, N., Karakassis, I., Teraschke, S. and Arlt, G., 2005.** Changes in benthic meiofaunal assemblages in the vicinity of fish farms in the eastern Mediterranean. *Vie Milieu*, 55 (2): 61-69.
- Lavery, P. S., Hyndes, G. and Brearley, A., 2003.** How does seagrass diversity influence faunal diversity and is the influence consistent across different assemblages of organisms? *Gulf of Mexico Science*, 21 (1): 113-.
- Lorenzen, C. J., 1967.** Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography*, 12: 343-346.
- Marques, J. C., Pardal, M. A., Nielsen, S. N. and Jørgensen, S. E., 1997.** Analysis of the properties of exergy and biodiversity along an estuarine gradient of eutrophication. *Ecological Modelling*, 102: 155-167.
- Marques, J. C., Nielsen, S. N., Pardal, M. A. and Jørgensen, S. E., 2003.** Impact of eutrophication and river management within a framework of ecosystem theories. *Ecological Modelling*, 166: 147-168.
- Mayot, N., Boudouresque, C. F. and Leriche, A., 2005.** Unexpected response of the seagrass *Posidonia oceanica* to a warm-water episode in the North Western Mediterranean Sea. *C.R.Biologies*, 328: 291-296.
- Meyer-Reil, L. A., 1983.** Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow water station in the Western Kiel Bight. II. Analysis of benthic bacterial populations. *Marine Biology*, 77: 247-256.
- Miller, C. B., 2004.** Biological Oceanography. *Blackwell Publishing, Oxford, UK*: 402 pp.
- Pasqualini, V., Pergent-Martini, C., Clabaut, P. and Pergent, G., 1998.** Mapping of *Posidonia oceanica* using aerial photographs and side scan sonar: application off the island of Corsica (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 47: 359-367.
- Pergent-Martini, C., Leoni, V., Pasqualini, V., Ardizzone, G. D., Balestri, E., Bedini, R., Belluscio, A., Belsher, T., Borg, J., Boudouresque, C. F., Boumaza, S., Bouqueneau, J. M., Buia, M. C., Calvo, S., Cebrian, J., Charbonnel, E., Cinelli,**

- F., Cossu, A., Di Maida, G., Dural, B., Francour, P., Gobert, S., Lepoint, G., Meinesz, A., Molenaar, H., Mansour, H. M., Panayotidis, P., Peirano, A., Pergent, G., Piazzì, L., Pirrotta, M., Relini, G., Romero, J., Sanchez-Lizaso, J. L., Semroud, R., Shembri, P., Tomasello, A. and Velimirov, B., 2005. Descriptors of *Posidonia oceanica* meadows: Use and application. *Ecological Indicators*, 5 (3): 213-230.
- Pergent, G. and Pergent-Martini, C., 1991. Leaf renewal cycle and primary production of *Posidonia oceanica* in the bay of Lacco Ameno (Ischia, Italy) using lepidochronological analysis. *Aquatic Botany*, 42: 49-66.
- Pergent, G., Rico-Raimondino, V. and Pergent-Martini, C., 1997. Fate of primary production in *Posidonia oceanica* meadows of the Mediterranean. *Aquatic Botany*, 59 (3-4): 307-321.
- Plante, R., Plante-Cuny, M. R. and Reys, J. P., 1986. Photosynthetic pigments of sandy sediments on the north Mediterranean coast: Their spatial distribution and its effect on sampling strategies. *Marine Ecology Progress Series*, 34: 133-141.
- Procaccini, G., Buia, M. C., Gambi, M. C., Perez, M., Pergent, G., Pergent-Martini, C. and Romero, J., 2003. The seagrasses of the Western Mediterranean. In: Green, E. P. and Short, F. T. (eds.), World atlas of seagrasses, *University of California Press*, 48-58.
- Pusceddu, A., Dell'Anno, A., Fabiano, M. and Danovaro, R., 2004. Quantity and biochemical composition of organic matter in marine sediments. *Biol.Mar.Medit.*, 11 (Suppl. 1): 39-53.
- Romero, J., 1989. Seasonal pattern of *Posidonia oceanica* production: growth, age and renewal of leaves. *International Workshop on Posidonia oceanica Beds*, 2: 63-67.
- Romero, J., Pergent, G., Pergent-Martini, C., Mateo, M. A. and Regnier, C., 1992. The detritic compartment in a *Posidonia oceanica* meadow: Litter features, decomposition rates, and mineral stocks. *P.S.Z.N.I.: Marine Ecology*, 13 (1): 69-83.
- Romero, J., Martinez-Crego, B., Alcoverro, T. and Perez, M., 2007. A multivariate index based on the seagrass *Posidonia oceanica* (POMI) to assess ecological status of coastal waters under the water framework directive (WFD). *Marine Pollution Bulletin*, 55 (1-6): 196-204.
- Ruiz, J. M. and Romero, J., 2001. Effects of fish farm loading on seagrass (*Posidonia oceanica*) distribution, growth and photosynthesis. *Marine Pollution Bulletin*, 42 (9): 749-760.
- Šestanović, S., Šolić, M., Krstulović, N. and Bogner, D., 2005. Volume, abundance and biomass of sediment bacteria in the eastern mid Adriatic Sea. *Acta Adriatica*, 46 (2): 177-191.
- Soullard, M., Bourge, I., Fogel, J., Lardinois, D., Mathieu, T., Veeschkens, C., Bay, D., Dauby, P. and Bouqueneau, J. M., 1994. Evolution of the shoot density of the *Posidonia oceanica* seagrass bed of Calvi Bay (Corsica). *Vie Milieu*, 44 (3/4): 199-201.

- Vassallo, P., Fabiano, M., Vezzulli, L., Sandulli, R., Marques, J. C. and Jørgensen, S. E., 2006.** Assessing the health of coastal marine ecosystems : A holistic approach based on sediment micro and meio-benthic measures. *Ecological Indicators*, 6: 525-542.
- Velimirov, B. and Walenta-Simon, M., 1992.** SEASONAL-CHANGES IN SPECIFIC GROWTH-RATES, PRODUCTION AND BIOMASS OF A BACTERIAL COMMUNITY IN THE WATER COLUMN ABOVE A MEDITERRANEAN SEAGRASS SYSTEM. *Marine Ecology-Progress Series*, 80 (2-3): 237-248.

Résumé

La mise en place de la Directive Cadre Eau (WFD 2000/60/EC) par l'Union Européenne préconise la recherche de nouveaux outils permettant de détecter et de quantifier les perturbations des écosystèmes, afin d'aboutir à une gestion durable de ceux-ci.

Dans ce contexte, il est proposé d'étudier l'intérêt des orienteurs thermodynamiques que sont l'exergie et l'exergie spécifique. Ceux-ci se basent sur la mesure de la distance qui sépare un écosystème de son équilibre thermodynamique.

Pour cela, une attention particulière a été portée à la boucle microbenthique (matière organique, bactéries, microphytobenthos, méiofaune) d'un des écosystèmes dominant et climacique de la zone côtière méditerranéenne, l'herbier à *P. oceanica*. Cette boucle est un sous-système important de cet écosystème et présente l'avantage de réagir plus rapidement que la posidonie aux perturbations environnementales. Il semble donc être une portion d'écosystème de choix pour notre étude.

Ainsi, les objectifs de ce travail sont de quantifier les différents paramètres intervenant dans le calcul de l'exergie, de comprendre les interactions qu'ils peuvent avoir entre eux et avec leur environnement ainsi que de déterminer les variations potentielles du calcul de l'exergie entre deux sites différents, pour deux saisons différentes.

Dans ce travail, il est ainsi montré, que l'estimation de l'indice d'exergie, réalisée à partir de trois des quatre parties de la boucle microbenthique, variait entre les deux sites et entre les deux saisons. Cependant, pour ce qui est de la différence entre site, il est difficile d'attribuer la différence observée à l'un ou l'autre facteur, étant donné le comportement particulier des différents paramètres au site de l'Alga. Par contre, la même variation est observée entre les deux saisons pour les deux sites, ce qui suggère que l'indice d'exergie est sensible aux variations saisonnières. Cela présente une importance considérable pour ce qui est de la comparaison de l'état de santé d'écosystèmes.